

SÉRIE A N° 3136

N° D'ORDRE

4008

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

SIMONE SANCHEZ

1^{re} THÈSE. — LE DÉVELOPPEMENT DES PYCNOGONIDES ET LEURS AFFINITÉS
AVEC LES ARACHNIDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 7 Juin 1957 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président.*

TEISSIER

DRACH

M^{lle} O. TUZET

} *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1959

SÉRIE A N° 3136

N° D'ORDRE

4008

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

SIMONE SANCHEZ

1^{re} THÈSE. — LE DÉVELOPPEMENT DES PYCNOGONIDES ET LEURS AFFINITÉS
AVEC LES ARACHNIDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 7 Juin 1957 devant la Commission d'examen.

MM. P.-P. GRASSÉ, *Président.*

TEISSIER

DRACH

M^{lle} O. TUZET

} *Examineurs.*



PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1959

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JUNG	T Pétrographie.
E. DARMOIS.....	T Enseignement de Physique.	TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.
FOCH	T Mécanique physique et expérimentale.	WIEMANN	T Chimie organique structurale.
PAUTHENIER.....	T Électrotechnique générale.	JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique Céleste.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	VASSY	Physique de l'atmosphère.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	DESTOUCHES	Théories physiques.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	M. PRUVOST	T Géologie.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	AMIEL	T Chimie (P. C. B.).
LAUGIER	T Physiologie générale.	HOCART	T Minéralogie.
M. CURIE.....	T Physique (P. C. B.).	J. P. MATHIEU.....	T Physique (P. C. B.).
BARRABÉ	T Géologie structurale et Géologie appliquée.	COUTEAUX	T Biologie animale (P. C. B.).
G. DARMOIS	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	MAY	T Biologie animale (P. C. B.).
J. BOURCART.....	T Géographie physique et Géologie dynamique.	CHOQUET	T Calcul différentiel et intégral.
PLANTEFOL	T Botanique.	FELDMANN	Biologie (P. C. B.).
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	GUINIER	T Physique (P. C. B.).
PRÉVOST	T Chimie organique.	JOST	T Biologie (P. C. B.).
BOULGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	FORTET	T Calcul des probabilités.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	SCHWARTZ	T Méthode mathématique de la Physique.
WYART	T Minéralogie.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
TEISSIER	T Zoologie.	MALAVARD	T Aviation.
MANGENOT	T Biologie Végétale.	BRELOT	T Calcul différentiel.
P. AUGER.....	T Physique quantique et Relativité.	NORMANT	T Chimie (P. C. B.).
MONNIER	T Physiologie des fonctions.	BÉNARD	T Chimie (P. C. B.).
PIVETEAU	T Géologie.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	DUGUE	T Statistiques mathématiques.
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	GELOSO	Chimie (S. P. C. N.).
LAFFITTE	T Chimie générale.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
FAVARD	T Mécanique générale.	ULRICH	T Physiologie végétale.
COULOMB	T Physique du Globe.	MARÉCHAL	T Optique théorique et appliquée.
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (P. C. B.).	KIRRMANN	T Théories chimiques.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	CHADEFAUD	Botanique.
P. DRACH.....	T Zoologie.	DESTRIAU	T Physique (M. P. C.).
KASTLER	T Physique.	M ^{lle} LE BRETON.....	Physiologie générale.
ÉPHRUSSI	T Génétique.	SALEM	T Mathématiques générales.
WURMSER	T Biologie Physico-chimique.	LFLONG	T Mathématiques générales.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.).	DEVILLERS	Anatomie et Histologie comparées.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P. C. B.).	EHRESMANN	T Topologie Algébrique.
LUCAS	T Recherches physiques.	FRANÇON	Physique (M. P. C.).
A. THOMAS.....	T Biologie cellulaire.	GLANGEAUD	T Géographie Physique et Géologie dynamique.
ARNULF	T Optique appliquée.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
M. MORAND.....	T Physique.	PISOT	T Calcul des Probabilités.
SOLEILLET	T Physique.	ROCHE E.....	Géologie.
FORTIER	T Mécanique expér. des fluides.	SCHATZMANN	Astrophysique.
DANJON	T Astronomie.	TERMIER.....	T Paléontologie stratigraphique.
FROMAGEOT	T Chimie biologique.	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
LAPORTE	T Physique générale et radio-activité.	JOLIOT	T Physique Nucléaire et radio-activité.
JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	LENNUIER	Physique (P. C. B.).
PETIT	T Biologie maritime.	RIZET	Génétique.
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	M ^{me} TONNELAT.....	Théories physiques.
GALLIEN	T Embryologie.	DIXMIER	Mathématiques (M. P. C.).
EICHORN	T Biologie végétale (P. C. B.).	SOUCHAY	Chimie (P. C. B.).
DE CUGNAC.....	T Biologie Végétale (P. C. B.).	AIGRAIN	Physique (P. C. B.).
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie physique.	BRUSSET	Chimie (P. C. B.).
THELLIER	T Physique du Globe.	M. LÉVY.....	Physique théorique.
L'HÉRITIER	T Génétique.	LENORMANT	Physiologie.
GRIVET	T Radioélectricité.	M ^{me} CHAIX.....	Chimie biologique.
PONCIN	T Mécanique des fluides.	M ^{me} HUREL-PY.....	Biologie végétale (P. C. B.).
THIRY	T Mécanique appliquée.	PIAUX	Chimie (P. C. B.).
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	BRUN	Mécanique expérimentale des fluides.
QUELET	T Chimie organique.	LEDERER	Chimie biologique.
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	M ^{me} DUBREIL.....	Mathématiques.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	M ^{me} LELONG.....	Mathématiques (E. N. S.).
CUVILLIER	T Géologie structurale et Géologie Appliquée.	BELLAI	Géologie (S. P. C. N.).
		COTTE	T Physique (M. P. C.).
		DUBOIS J. E.....	Chimie (M. P. C.).
		LAMOTTE	Zoologie.
		LE ROLLAND.....	Mécanique des fluides.
		MICHEL	Chimie (P. C. B.).

Secrétaire général..... Ch. MONIER.

TRAVAUX DE LA STATION BIOLOGIQUE DE ROSCOFF

XLVIII

LE DÉVELOPPEMENT DES PYCNOGONIDES ET LEURS AFFINITÉS AVEC LES ARACHNIDES

PAR

SIMONE SANCHEZ

SOMMAIRE

HISTORIQUE.....	3
TECHNIQUES HISTOLOGIQUES.....	6

RECHERCHES PERSONNELLES

MATÉRIEL ET TECHNIQUE D'ÉLEVAGE.....	9
BIOLOGIE DES PYCNOGONIDES.....	11
DÉVELOPPEMENT DES PYCNOGONIDES.....	16
A. — <i>Période embryonnaire.</i>	
Fécondation	16
Segmentation	21
Gastrulation : Les feuilletés et leur évolution.....	29
B. — <i>Période post-embryonnaire.</i>	
1° Le protonymphon.....	33
2° Organogenèse externe.....	39
3° Organogenèse interne.....	52
a) Évolution ectoderme — Développement du système nerveux.....	52
Histologie	66
b) Formation et évolution de l'endoderme	74
c) Évolution du mésenchyme.....	77
Appareil circulatoire.....	78
Appareil génital.....	84

DISCUSSION :

Phylogénie.....	94
Affinités	96

AVANT-PROPOS

Le sujet de ce travail m'a été confié par M. le Professeur FAGE, Membre de l'Institut. Je le prie de trouver ici l'expression de toute ma reconnaissance. Sa bienveillante sollicitude, et la richesse de ses connaissances dans ce domaine en particulier, m'ont aidé à affronter les difficultés qui surgissaient à l'étude d'un groupe au sujet duquel j'étais dans la plus parfaite ignorance.

Je voudrais également que ces lignes témoignent à mon Maître, M^{lle} le Professeur TUZET, mon affectueuse gratitude. J'ai trouvé auprès d'elle, une immense compréhension et un soutien efficace. Sa maîtrise en matière de Cytologie a contribué grandement à l'orientation de mes recherches.

Que M. le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, accepte ma respectueuse reconnaissance pour l'accueil chaleureux qu'il m'a toujours réservé. Les critiques, les conseils judicieux qu'il a bien voulu m'apporter, ont été une aide enrichissante dans l'accomplissement de cette tâche.

Je remercie M. le Professeur DENIS de l'Université de Dijon pour l'accueil remarquable qu'il me réserva à la Station de Saint-Jean de Losne. Il me communiqua très aimablement ses observations non publiées, et me donna, sur les résultats de mon travail, un avis autorisé.

Je remercie M. le Professeur VACHON qui a toujours montré un très grand intérêt pour mon travail. Il m'a largement fait bénéficier des connaissances qu'il avait acquises par d'intéressants travaux sur de nombreux Arachnides.

J'ai pu mener à bien cette tâche grâce aux innombrables ressources qu'offre la Station Biologique de Roscoff. Je veux remercier tout particulièrement M. le Professeur TEISSIER, Directeur, pour toute la bienveillance qu'il me manifesta au cours des séjours répétés que j'y fis. Je remercie M. le Professeur DRACH de l'intérêt qu'il montra pour mon travail.

Il est pour moi bien agréable de pouvoir dire ma profonde reconnaissance à M. CANTACUZÈNE qui me fit découvrir la grève de Roscoff.

Sa grande culture et ses riches connaissances zoologiques ont été pour moi une aide précieuse.

Que mes amis, Claude LÉVI, Francis MAGNE, Gilbert DEROUX, trouvent ici l'expression de ma profonde sympathie. C'est auprès d'eux que j'ai accompli une partie de ces travaux, dans une atmosphère amicale et féconde.

Je ne saurais oublier tous les marins et le personnel de la Station dont le total dévouement est d'un si grand concours pour tous.

Pour compléter cette liste qui ne pourrait l'être mieux, je dirai à mon ami et camarade de travail, Max DE CECCATY, mon affectueuse reconnaissance pour le soutien moral et matériel qu'il m'a apporté par l'étroite collaboration qui s'est établie dans notre travail et dans nos efforts.

HISTORIQUE

Les rapports d'affinité qui existent entre les Pycnogonides et les autres groupes d'Arthropodes ont de tout temps préoccupé les zoologistes, et aujourd'hui encore la question est fortement discutée.

Certains estiment qu'il est préférable de considérer les Pycnogonides comme des Crustacés dégradés. L'argument le plus important qui autorise ce dernier avis est la ressemblance apparente du Nauplius des Crustacés et du Protonymphon des Pycnogonides. En réalité un examen sérieux détruit toute possibilité d'analogie. La présence d'un œil médian identique et d'un même nombre d'appendices chez deux formes larvaires, ne suffit pas pour affirmer l'existence de rapports phylogénétiques.

C'est pourtant cet ordre d'argument qui avait poussé JOHNSTON (1837), SAVIGNY (1816), MILNE-EDWARDS (1840), à émettre une opinion favorable au rapprochement des Pycnogonides et Crustacés. Les arguments des premiers auteurs qui considérèrent les Pycnogonides comme de vrais Arachnides ne sont pas toujours très rigoureux non plus. Cependant LATREILLE, dès 1810, les range auprès des Arachnides en se basant sur un caractère de premier ordre : l'absence d'antenne.

Les auteurs qui vont succéder, DOHRN (1881) et HOEK (1882), plus réservés, les classent entre les deux groupes, et admettent une descendance directe des Annélides, opinion actuellement reprise par HENRY (1953). Mais jusqu'à cette date, l'absence de données embryologiques

et de données anatomiques précises maintient ces considérations systématiques sur un plan morphologique trop superficiel et trop nettement insuffisant pour apporter des éclaircissements.

Par la suite, les travaux de MORGAN (1891), DOGIEL (1913), WIREN (1918), HANSTRÖM (1919), pour ne citer que les plus importants, viennent affirmer les affinités profondes entre Arachnides et Pycnogonides. En 1891, MORGAN suit le développement embryonnaire de certaines espèces : *Pallene emaciata* et *Anoplodactylus*. Il révèle un processus extrêmement intéressant de la formation de l'endoderme qui se déroule d'une manière tout à fait analogue à celle que l'on observe chez les Arachnides. Cette observation constitue un argument important en faveur de la nature arachnidienne des Pycnogonides ; mais cela n'a pas été confirmé par MEISENHEIMER (1902) et DOGIEL qui ont cependant étudié le développement des œufs de nombreuses espèces.

MEISENHEIMER, étudiant le développement d'*Ammothea echinata*, découvre une formation gastrulaire épibolique, quelques cellules ectodermiques s'invaginant à l'intérieur de la cavité blastocoelienne.

DOGIEL, dont les travaux sur l'embryologie des Pycnogonides sont les plus importants que nous ayons, aboutit à un résultat analogue et critique énergiquement les conclusions tirées par MORGAN. Par contre DOGIEL, comme MEISENHEIMER, voient dans leurs observations des analogies marquées avec le développement des œufs d'Entomostracés, et plaident en faveur d'un rapprochement entre les Crustacés et les Pycnogonides. Cette analogie dans le développement semble donner une signification plus profonde à la ressemblance des deux formes larvaires.

Nous verrons ce qu'il faut penser de la discussion qui s'est établie entre les trois embryologistes, après l'analyse que nous allons faire du développement des Pycnogonides. Mais il est à remarquer que MEISENHEIMER, pas plus que DOGIEL, n'a abordé l'étude du développement des œufs de *Callipallene* sur lequel porte les observations de MORGAN. Cette forme de développement présente des particularités que l'on retrouve chez les Arachnides, ce qui constitue effectivement un argument important.

Le perfectionnement des moyens d'investigation et l'adoption de disciplines nouvelles ont donc déplacé le problème sur les rapports d'affinités entre ces Arthropodes, en le transportant du terrain de la morphologie pure sur celui des processus et des rapports morphogénétiques. En effet la comparaison de structures fixées ne donnant pas

des arguments suffisants, il faut s'adresser à la morphogenèse qui montre l'origine de ces structures, leur développement et les rapports qui s'établissent entre elles. Notons qu'une étude morphogénétique fait intervenir les données morphologiques, mais aussi embryologiques, anatomiques et physiologiques. Actuellement elle doit également tenir compte des données biochimiques.

Aussi bien les travaux de WIREN (1918), à qui nous devons cependant une excellente étude du système nerveux de *Nymphon*, que ceux de HANSTRÖM (1919) et, plus près de nous, ceux d'HENRY (1953), nous paraissent trop fragmentaires pour dominer cette question. Et nous comprenons que les spéculations phylogénétiques de HEDGPETH (1947), aussi bien que celles de SNODGRASS (1953), soient des plus réservées.

Pourtant la comparaison entre Pycnogonides et Arachnides s'impose, ces deux classes animales ayant un certain nombre de caractères si remarquablement pareils, qu'on ne peut s'empêcher de croire à des affinités profondes que nous allons souligner tout au long de ce travail.

Ce qui frappe de prime abord c'est la présence de chélicères qui éloignent les Mérostomacés, les Arachnides et les Pantopodes des autres Arthropodes. D'autre part, comme l'ont montré certains auteurs, et nous le précisons dans ce travail, la métamérie de la région céphalique des Pycnogonides se rapproche beaucoup de celle des Arachnides, caractérisée en particulier par la disparition de la région antennaire.

A ces caractères évidents, s'ajoutent des analogies dans l'organisation interne qui présente chez les Pycnogonides et les Arachnides, des structures primitives.

Le développement embryonnaire qu'on avait voulu rapprocher de celui des Crustacés, révèle en réalité des processus analogues et plus particulièrement dans la formation des ébauches endo-mésodermiques. Quant à l'embryon du *Callipallene* que JOURDAN (1892) appelait embryon acariforme, il ressemble singulièrement à un embryon d'Arachnide. Mais il est bien certain que les Pycnogonides présentent des particularités qui les isolent au sein du sous-embranchement des Chélicérates.

Par ce travail nous avons voulu rassembler, en les précisant, les caractères communs qui permettent de rapprocher les Pycnogonides des Arachnides et cela dans plusieurs domaines, aussi bien embryologique qu'anatomique et morphologique. Telle est tout au moins notre ambition.

TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Le revêtement chitineux des Pycnogonides ne nous permet pas d'utiliser n'importe quel fixateur plus ou moins pénétrant. Aussi avons-nous choisi le Bouin alcoolique Duboscq Brazil, liquide fixateur à peu près universel dont le pouvoir pénétrant est très grand, et qui permet la plupart des colorations spéciales comme l'hématoxyline chromique de GOMORI. Il a également l'avantage de fixer rapidement et correctement tous les organes et tissus y compris les œufs dont le vitellus est rendu généralement friable.

Nous avons également utilisé d'autres liquides fixateurs : le Helly, le Champy, le Champy modifié (Acide osmique, Iodure de potassium). Ces derniers fixateurs ont été employés surtout comme moyen de comparaison.

En général le matériel s'est avéré d'un maniement suffisamment facile pour qu'il ne soit pas nécessaire d'utiliser des méthodes spéciales d'inclusion. Il a suffi de remplacer l'alcool absolu et le xylol par l'alcool butylique-paraffine, en quantités égales, pour éviter le durcissement de la chitine. Cependant le passage dans un bain de terpinéol, au sortir de l'alcool à 95°, a donné des résultats satisfaisants.

Afin de maintenir nos animaux dans la masse d'inclusion selon l'orientation désirée, nous avons procédé à un premier enrobage dans la gélose selon la technique de CHATTON. Après une déshydratation très progressive, nous avons pratiqué une inclusion à la paraffine selon la technique habituelle, sans jamais craindre de prolonger nos bains dans la paraffine pure.

Cependant les œufs de *Callipallene*, dont le vitellus s'effritait sous le rasoir, ont exigé des précautions supplémentaires. L'inclusion à la celloïdine-paraffine selon la méthode de PETERFI nous a permis de surmonter ces difficultés.

Quant aux colorations, nous n'entrerons pas dans le détail des techniques employées, nombreuses mais toutes d'utilisation courante. Nous avons eu le souci de choisir celles qui mettaient le mieux en évidence tel ou tel tissu, telle ou telle cellule.

L'hématoxyline ferrique dont une régression nuancée suivie d'une

double coloration de fond à l'éosine-vert lumière donne une vue nette de la topographie de l'organisme, s'imposait en premier lieu.

Avec la *technique de Feulgen* nous avons étudié l'évolution chromatique au cours de l'ovogenèse, spermatogenèse et la fécondation.

Le *trichromique de Masson* avec éosine, fuschine, ponceau de xylidine, a mis en évidence, par le jeu des contrastes de coloration, les différentes structures, les fibres et les catégories cellulaires dont nous avons ainsi suivi l'évolution.

Le *Mann biacide rapide* et le *Mann Dominici* nous ont donné des résultats concordants permettant de nous assurer de la justesse de nos observations.

Pour l'étude du système nerveux nous avons eu recours à plusieurs techniques qui n'ont été que des variantes des deux grandes méthodes employées pour l'étude du système nerveux : Imprégnation argentique sur coupe et intoto, et coloration post-vitale au bleu de méthylène.

Pour les *imprégnations argentiques*, ainsi que pour les colorations post-vitales au bleu de méthylène, nous avons choisi les animaux les plus transparents, en particulier des individus juvéniles venant de muer. Nous n'étions pas ainsi gênée par l'enveloppe de chitine.

Avant les imprégnations argentiques, nous avons utilisé un bain d'alcool à 95°, additionné de quelques gouttes d'ammoniaque. Nous y avons maintenu le matériel durant 24 heures. Au sortir du fixateur, les pièces étaient lavées soigneusement dans l'eau distillée. Toutes ces opérations sont faites en étuve à 37°. L'imprégnation dans le nitrate d'argent à 1,5 %, qui suit le lavage, doit être aussi faite dans l'étuve à 37°.

Il est nécessaire de suivre l'imprégnation sous la loupe binoculaire afin de l'arrêter en temps voulu. La durée de cette opération peut se prolonger de 1 à 4 jours. Une fois imprégnées, les pièces doivent être à nouveau rincées à l'eau distillée. La révélation se fait dans un bain de

Pyrogallol.....	1 %
Formol.....	5 %

bain qui doit durer plusieurs heures. Après un nouveau rinçage, on fixe plusieurs heures à l'hyposulfite de sodium.

On procède à un très long lavage avant de monter l'animal entre lame et lamelle. Le montage doit se faire très progressivement afin

d'éviter l'écrasement de la chitine ; il réussit parfaitement à la température de 37°, à condition de faire suivre le dernier bain de toluène d'un bain prolongé d'un mélange baume-toluène.

Nous avons obtenu des résultats plus nets et plus faciles à lire en virant par le chlorure d'or à 0,50 %.

Les imprégnations argentiques nous ont permis d'observer non seulement les arborisations nerveuses et leurs terminaisons à la base des épines, mais encore la structure des fibres lisses du cœur et des endothéliums.

Une partie de nos résultats repose sur des observations faites sur le vivant, après coloration vitale. Le bleu de méthylène est le colorant qui nous a donné les détails les plus précis, et les plus belles images dans l'étude du système nerveux.

L'animal entier, ou les pièces obtenues par dissections, sont plongés dans une solution salée de bleu de méthylène à 1 % dans l'eau de mer. Il est nécessaire de suivre la coloration sous la loupe binoculaire, mais généralement une demi-heure suffit. Les pièces sont examinées après montage entre lame et lamelle dans une goutte de colorant. La coloration s'atténue après quelques heures ; les fixateurs du bleu de méthylène que l'on emploie généralement (Molybdate d'ammonium) n'ont pas empêché la diffusion du colorant.

Afin de compléter l'étude du système nerveux par celle des glandes neuro-sécrétrices, nous avons utilisé la coloration, devenue classique, à l'*hématoxyline chromique de Gomori* utilisée pour la détection des sécrétions neurocrines.

Les colorants vitaux en solution saline pénètrent facilement à travers la chitine.

Le *bleu crésyl* nous a donné d'excellents résultats dans la mise en évidence du mésenchyme embryonnaire qu'il colore sélectivement. Ce colorant est parfaitement supporté par l'animal qui ne le rejette pas au moment de la mue.

Nous devons à une coloration vitale par le *carmin d'ammoniaque* d'avoir pu mettre en évidence la propriété colloïdopexique de certains tissus et de les intégrer au système réticulo-histiocytaire.

Le carmin d'ammoniaque est préparé de la façon suivante : après avoir soigneusement pulvérisé le carmin, le mouiller avec de l'eau distillée de manière à obtenir une pâte fluide ; dissoudre cette pâte dans quelques gouttes d'ammoniaque, et ajouter un peu d'eau à la solution

obtenue. Au moment de l'emploi chauffer jusqu'à disparition de l'odeur. Diluer.

Le carmin d'ammoniaque ne pénètre pas à travers la chitine ; il est nécessaire de l'introduire dans le corps de l'animal. Une seule injection d'une micro-goutte, introduite par l'extrémité d'une patte que l'on sectionne, suffit pour mettre le mésenchyme de l'adulte en évidence.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE D'ÉLEVAGE

Cette étude dynamique du développement des Pycnogonides que nous nous sommes proposée, comporte bon nombre de difficultés de tous ordres, certaines impossibles à résoudre, sinon par l'embryologie expérimentale ; les transformations qui s'opèrent dans l'organisme étant brusques, il est difficile de saisir le passage d'une étape à l'étape suivante, autrement dit d'avoir une connaissance parfaite des phénomènes dans leur développement, les moyens d'investigation à notre portée ne nous donnant que des images statiques. Les possibilités d'observation sur le vivant étant trop limitées, nous avons pallié à ces inconvénients en procédant à l'étude de coupes histologiques sériées, aux divers stades du développement.

Avant toute chose il était indispensable de préciser le nombre d'étapes de l'ontogenèse qui sont nécessaires pour aboutir à l'état adulte, et dans les intervalles, il fallait essayer de saisir pas à pas la progression de l'organisme en transformation.

La première constatation qui s'impose est, qu'à peu près uniformément, le développement embryonnaire des Pycnogonides aboutit à une larve caractéristique : la *larve protonymphon* que des métamorphoses, comportant un nombre à peu près égal de mues pour toutes les espèces, conduisent au stade adulte.

Les *Callipallenidae* dérogent à cette règle ; leur développement se déroule quasi complètement dans l'œuf.

Pour mener à bien notre étude, il nous est indispensable de connaître les différents stades larvaires, le nombre de mues, autant de détails sur lesquels on est jusqu'à présent très peu renseigné. La première difficulté importante à laquelle nous nous sommes heurtée, a été la détermination des larves que l'on rencontre abondamment sur les colonies d'hydraires.

Des séjours répétés à la station biologique de Roscoff nous ont permis

d'une part de recueillir un matériel larvaire et adulte quantitativement important et qualitativement varié ; d'autre part, nous avons pu, par élevage des protonymphons, obtenir des séries de larves correctement déterminées auxquelles nous nous référons constamment.

RÉCOLTE DU MATÉRIEL

Il est assez aisé de récolter des Pycnogonides adultes ; on les rencontre généralement sur certaines espèces de Cystoseires de la zone littorale. Cependant, les individus groupés au cœur de l'Algue, parmi la faune épiphyte si riche et si variée, se distinguent difficilement, aussi nous a-t-il paru préférable d'immerger les Algues, après en avoir séparé les rameaux, pendant quelques heures dans de grands cristallisoirs remplis d'eau de mer. Les animaux privés peu à peu d'oxygène remontent près de la surface.

Les espèces de grande taille telles que *Nymphon* et *Endeis* s'obtiennent facilement en examinant les Algues à sec.

La récolte des larves est non moins facile. On les rencontre la plupart du temps en très grande abondance dans les colonies d'Hydrides qui envahissent les *Fucus serratus* de la zone littorale. Les Hydrides exigent pour se développer des conditions écologiques particulières et surtout une nourriture abondante.

Autour de la station biologique de Roscoff, un certain nombre de points offrent des conditions extrêmement favorables au développement de *Laomedea* et *Obelia*. Les populations de larves de Pycnogonides y sont très denses. Cependant les aires riches en matériel sont très limitées :

La petite cale située devant le laboratoire, la pointe de Blosson, et la pointe de Perharidy constituent des réserves importantes de larves de *Nymphon gracile* et *Achelia echinata*.

Les *Cladophora* qui bordent les petites cuvettes de la zone littorale portent de nombreuses colonies de *Coryne muscoïdes* riches en larves d'*Anoplodactylus*.

Plus loin de Roscoff, la Cale de Saint-Pabu, à l'Aber Benoit, nous a offert un matériel d'une égale abondance.

Il en est de même de la baie de Pempoul où les populations d'*Anoplodactylus exigus* sont particulièrement denses sur les *Laomedea*. D'ailleurs.

pensant récolter notre matériel en ces points déterminés, nous n'avons pas fait une prospection systématique de la côte.

La zone sublittorale nous a fourni sinon un matériel abondant, du moins intéressant quant aux variétés d'espèces récoltées. Dans les fauberts traînés sur des fonds de 40 à 60 mètres à Astan, nous avons recueilli les espèces littorales ainsi qu'un certain nombre d'individus présentant un intérêt systématique.

LES ÉLEVAGES

Si la récolte du matériel a été relativement aisée, nous ne pouvons pas en dire autant des élevages de larves, que trop de facteurs conditionnent.

Cependant, nous avons pu obtenir, pour chaque espèce étudiée, une série de larves qui, montées entre lame et lamelle, nous ont servi de témoins pour déterminer les exemplaires que nous voulions étudier.

Pour cela nous avonsensemencé des colonies de *Laomedea* ou d'*Obelia* soigneusement débarrassées des larves existantes, avec des *Protonymphon* fraîchement prélevées des ovigères paternels pour être bien certains de leur appartenance à telle ou telle espèce. Les colonies d'Hydres étaient maintenues sous un mince filet d'eau courante permettant le renouvellement d'oxygène et de nourriture. Au bout de quelques jours (une semaine environ) on enregistre les premières mues.

BIOLOGIE DES PYCNOGONIDES

HABITAT

Malgré les très nombreuses récoltes de Pycnogonides que nous avons faites, il nous est difficile de préciser le biotope qui convient à ces animaux.

On les trouve généralement sur les Cystoseires du littoral, nichés au cœur de l'Algue, riche en épiphytes. Cependant les Pycnogonides, animaux benthiques, se rencontrent également sur des substrats extrêmement variés, tels que les Éponges, les Bryozoaires, sous les cailloux, les coquilles où ils sont la plupart du temps peu abondants.

Par contre, à des époques régulières de l'année, l'on peut voir un nombre important d'individus appartenant à la même espèce, se rassembler en des endroits bien précis. Ces rassemblements correspondent aux périodes de reproduction. Celles-ci varient avec les espèces et pour chaque espèce ont une durée d'environ deux à trois mois : c'est ainsi que la présence au mois de février de très nombreux *Nymphon* porteurs d'œufs, m'a été signalée par les marins de la station biologique de Roscoff. A cette date on les rencontre sur les Cystoseires du chenal de l'Ile Verte. Dès le mois d'avril ils sont pratiquement inexistant.

Ceci est également vrai pour *Endeis spinosa* qui abonde en juin sur les *Fucus* couverts de *Laomedea*, à Aber Benoît et à Penpoull. Les grandes laminaires que recouvre *Obelia gelatinosa* en abritent beaucoup en juillet. Ils se dissimulent dans la bordure godronnée de l'Algue.

C'est au mois de juillet que *Callipallene* apparaît sur les Cystoseires du littoral où il persiste jusqu'en septembre. Par contre, les *Ammonotheidae* sont constants ; on les trouve aussi bien par les grands froids de janvier (sur les bords de la Méditerranée) qu'au mois d'août.

Toutes ces espèces ne se localisent pas uniquement à la zone littorale ; nous les avons retrouvées par 40 mètres de profondeur sur des fonds particulièrement riches en Bryozoaires.

Il semble donc que les Pycnogonides vivent dispersés sur des substrats variés, et se rassemblent pendant la période de reproduction, à proximité de sites convenant mieux au développement des larves. Car celles-ci, contrairement aux adultes, exigent un biotope bien défini où abondent les Hydraires aux dépens desquels elles se nourrissent. C'est sur les *Fucus* couverts de colonies de *Laomedea* et d'*Obelia*, que les mâles viennent déposer les jeunes protonymphs. Nous n'avons pas observé de préférence pour telle ou telle espèce d'Hydraire. Il semble que le choix soit uniquement conditionné par l'ordre d'apparition des différentes espèces de Coelentérés. Sur les mêmes *Fucus* se succèdent de mars (date à laquelle nous avons commencé à Roscoff les récoltes de matériel) à juillet, d'abord les larves de *Nymphon gracile*, ensuite celles d'*Endeis spinosa* et enfin *Achelia* ; mais ces deux dernières espèces se rencontrent simultanément sur *Obelia* dont l'apparition est synchrone de leur période de reproduction. Par contre les petites sertulaires des niveaux sublittoraux ne portent jamais de larves d'aucune sorte.

COMPORTEMENT DES LARVES

Les jeunes protonymphons s'agrippent aux hydrocaules à l'aide de leurs puissantes chélicères et s'y maintiennent fixés grâce aux fils sécrétés par des glandes situées dans ces appendices. Les plus voraces dont les réserves vitellines, en quantité restreinte, ont été épuisées au cours du développement embryonnaire, plongent leur trompe très profondément dans la cavité gastrique de l'hydranthe et demeurent, jusqu'à la fin de leur développement, dans un état d'immobilisme parfait. Leurs chélicères se développent peu, quelquefois même s'atrophient très tôt (*Endeis*).

Lorsque les réserves vitellines sont importantes comme c'est le cas chez *Nymphon gracile*, les larves ne pénètrent dans l'hydranthe que par intermittence.

Les larves de Pycnogonides sont donc parasites de Coelentérés et, dans la série des développements larvaires étudiés, existe toute une gamme de formes de parasitisme. L'hôte est toujours une colonie d'hydrides gymnoblastiques ou calyptoblastiques.

Les formes les plus poussées de parasitisme se rencontrent chez les *Phoxichilidae* et aboutissent à la formation, par réaction de l'hydraire, de sacs clos faits à l'image de gales (fig. 1). Dans ce même genre, caractérisé par un développement condensé, on peut observer les différentes étapes vers une adaptation à la vie parasitaire, depuis l'ectoparasitisme d'*Anoplodactylus pygmaeus* (fig. 2) jusqu'à l'endoparasitisme d'*Anoplodactylus exigus*, sans qu'il y ait cependant la moindre dégradation parasitaire.

Le protonymphon des *Phoxichilidae* est avalé par un polype qui ne le retient, semble-t-il, que s'il y a affinité entre les deux espèces. Il est difficile de connaître la nature de ces affinités.

Une fois adoptée, la larve poursuit son développement, la partie antérieure de son corps profondément enfouie dans la cavité gastrique de l'hydranthe, comme le font la plupart des autres protonymphons. C'est le cas des *Anoplodactylus pygmaeus*, qui se développent sur les *Obelia* portées par les Laminaires. Ou bien le polype s'accroît au niveau des tentacules qui disparaissent, et il se referme sur la larve.

Sur *Coryne muscoides* (espèce d'hydraire gymnoblastique) nous avons

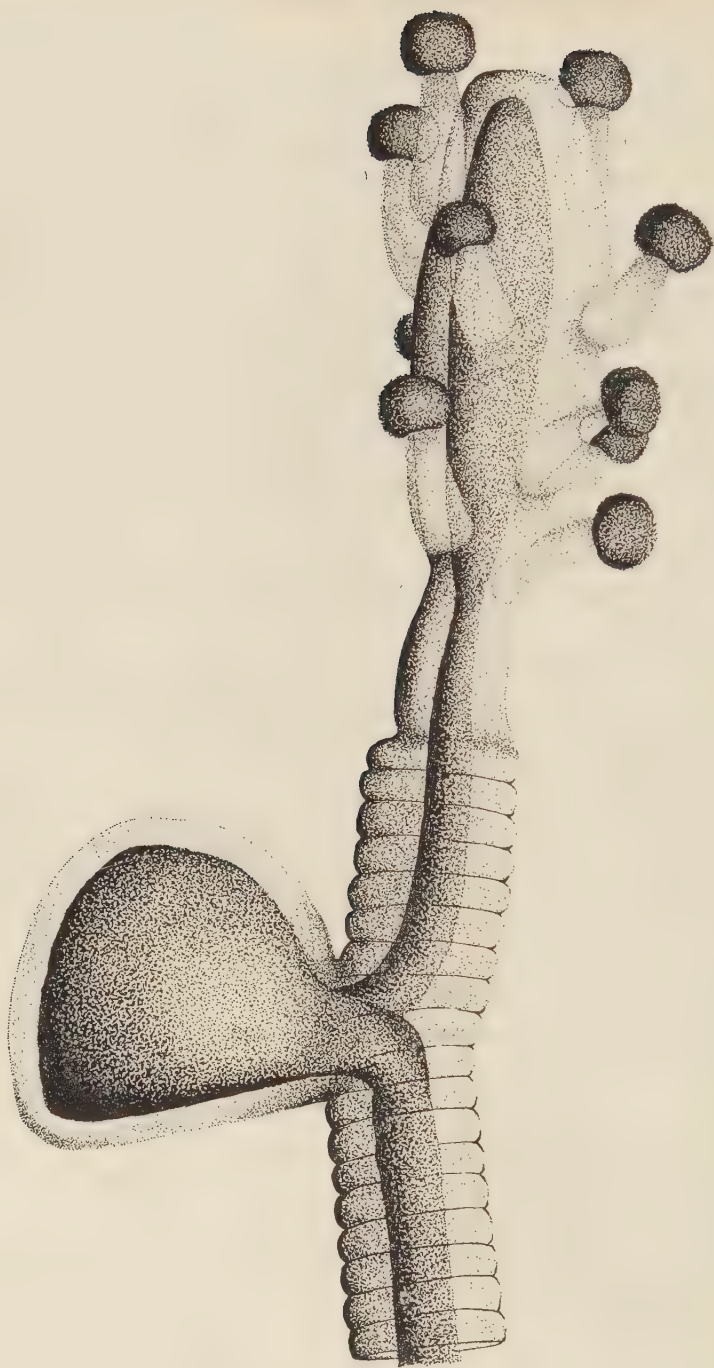


FIG. 1. — Polype de *Coryne muscoides*, montrant à sa base une gale contenant une larve d'*Anoplodactylus exigus*.

trouvé des « gales » contenant des larves d'*Anoplodactylus exigus* à tous les stades de la vie larvaire. Le protonymphon, avalé par un polype, est entraîné par le courant nutritif dans les hydrocaules qui émettent des sortes de bourgeons au niveau desquels la larve est immobilisée ;

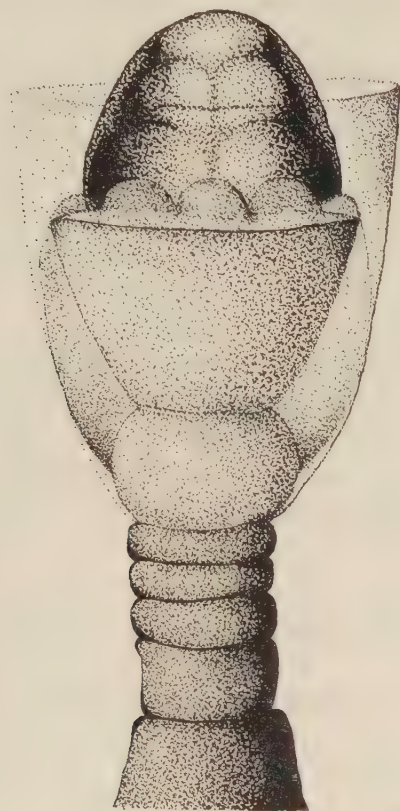


FIG. 2. — Larve d'*Anoplodactylus pygmaeus* au cours de son développement dans la cavité gastrique d'un polype d'*Obelia*.

elle poursuit là son développement en se nourrissant aux dépens de l'hôte.

Par contre, les œufs de *Callipallene* sont suffisamment riches en deutoplasme pour permettre à l'embryon de se développer complètement à l'intérieur du chorion. Même pendant les mues qui précèdent l'éclosion, les larves des *Callipallene* demeurent accrochées aux ovigères paternels.

Exception faite pour les *Phoxichilidium* et les *Callipallene*, la plupart

des larves de Pycnogonides mènent donc une vie libre. Elles évoluent au sein des colonies d'Hydriaires, et l'une de leurs caractéristiques est la sécrétion de fils extrêmement ténus dont les entrelacs imitent grossièrement les toiles tissées par certains Arachnides. Ces fils ne sont pas visibles à l'œil nu, aussi faut-il les observer au microscope et sous immersion.

Mais on se rend compte de leur existence en saisissant un protonymphon avec une pince : la larve glisse en se maintenant à l'extrémité du fil sécrété, à la manière de l'araignée. Et on peut ainsi déplacer la larve et la transporter d'un point à un autre par ce fil auquel elle demeure fixée. Ces fils sont très adhésifs. Les larves les tendent entre les hydrocaules, en reculant lentement, et tissent de cette façon un lacis inextricable dans lequel leurs chélicères mordent fortement. Elles se maintiennent ainsi solidement fixées au substrat.

Certes ces grossiers tissages faits par les larves des Pycnogonides n'ont rien de comparable avec les toiles souvent artistiquement architecturées des Aranéides. Cependant nous pensons que cette curieuse ressemblance loin d'être un caractère de convergence, est une caractéristique qui rapproche les Pycnogonides des Arachnides.

DÉVELOPPEMENT DES PYCNOGONIDES

A. — PÉRIODE EMBRYONNAIRE

Au cours du printemps et de l'été, les mâles promènent les œufs accrochés en manchon autour de leurs ovigères. Ainsi fixés, les œufs fécondés se développent et donnent généralement une larve caractéristique.

Cependant la *stase larve* n'est pas identique dans tous les genres et nous distinguerons la forme protonymphon représentative du groupe, et la larve typique des *Callipallene* plus proche des formes arachniennes.

Fécondation.

Les Pycnogonides mis en élevage pondent généralement au cours de la nuit. Les œufs sont rassemblés dans une gangue gélatineuse sécrétée par les voies génitales de la femelle. Cette gangue d'abord hyaline, se

solidifie assez rapidement dans l'eau de mer. Ce n'est donc pas le mâle, comme le pensaient certains auteurs, qui sécrète la substance agglutinant les œufs. Il recueille les pontes, et par un mouvement de rotation des ovigères, les fixe autour de ces appendices, en manchon. Les spermatozoïdes qu'il dépose sur les masses d'œufs, cheminent à travers la gangue encore fluide.

Tous les œufs localisés dans les fémurs des femelles n'arrivent pas à maturité en même temps. La même femelle pond plusieurs fois dans la même période, à deux ou trois jours d'intervalle.

Endeis spinosa donne une seule masse d'œufs à chaque ponte qui correspond au contenu d'un fémur ; *Nymphon gracile* deux. Par contre, *Callipallene* ne libère qu'un, deux œufs par fémur ; mais tous les fémurs sont vidés au cours de la ponte.

En recueillant des œufs fraîchement pondus, nous avons pu suivre, sur coupes sériées, toutes les étapes de la fécondation, depuis la pénétration du spermatozoïde, jusqu'aux premiers stades de la segmentation (Pl. I).

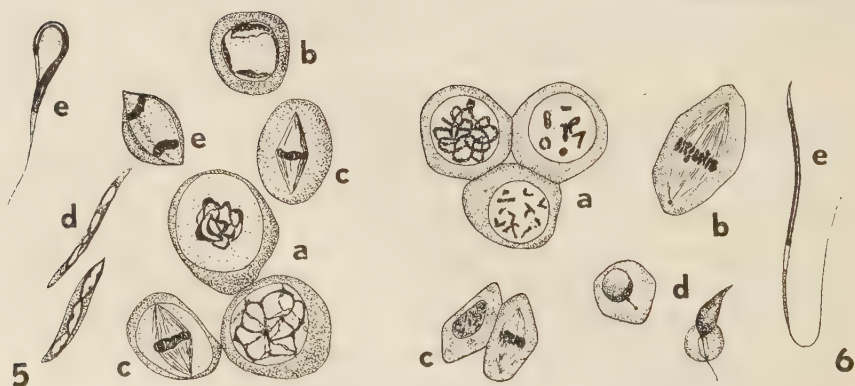
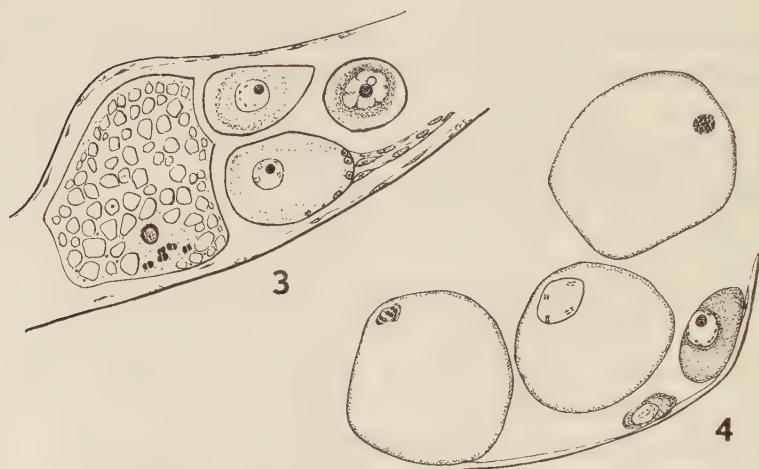
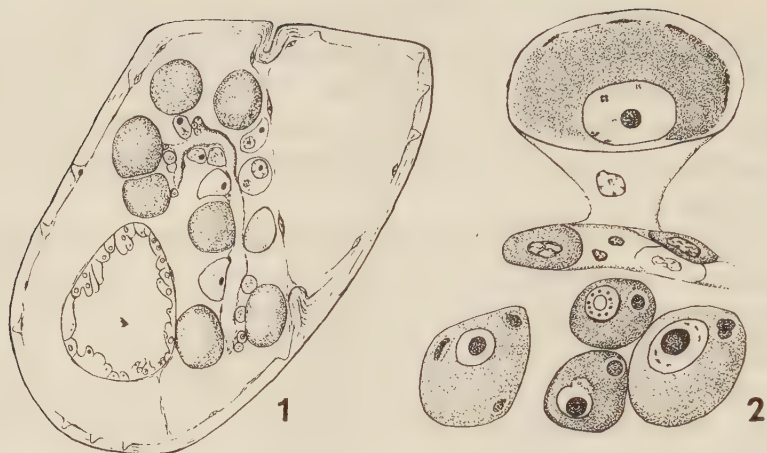
Les œufs pondus ont un chorion généralement mince, renfermant un vitellus sphéruleux chez la plupart des espèces, tandis qu'il est réparti sous forme de plaquettes polyédriques chez *Callipallene*.

Moins de quatre heures après la ponte, on peut encore observer les gamètes mâles emprisonnés dans la membrane de fécondation, ou pénétrant par un mouvement d'ondulation à travers le chorion. La polyspermie paraît de règle ; sur de très nombreuses préparations, et plus particulièrement dans les œufs d'*Endeis spinosa* dont la pauvreté en vitellus permet une observation plus aisée, on peut voir jusqu'à quatre spermatozoïdes, certains pénétrant dans l'œuf, d'autres immobilisés contre la membrane ovocytaire sous forme d'un anneau chromatique entourant un granule réfringent.

Nous avons également observé, dans un œuf de *Callipallene*, à proximité du noyau femelle en métaphase, deux spermatozoïdes.

Nous n'avons pu cependant déterminer la destinée de toutes les cellules germinales mâles pénétrant dans l'œuf. On peut penser que les amas de pigments mélaniques que l'on rencontre dans l'œuf de *Nymphon* seraient le stade ultime de la dégénérescence de ces cellules, encore que les œufs soient généralement riches en pigments de cette espèce.

La pénétration du spermatozoïde déclenche chez la plupart des espèces les divisions de maturation.



Les stades caractérisant la prophase de la première mitose de réduction, se déroulent cependant à l'intérieur des voies génitales de la femelle. La méiose elle-même peut se faire dans certains cas chez l'individu mère. En effet, l'étude de l'ovogenèse nous a montré que, chez *Achelia echinata*, la première mitose réductionnelle s'effectue dans les voies génitales femelles. Chez les autres espèces, la vésicule germinative de l'œuf pondu montre de belles diades généralement sphéruleuses. On assiste après la ponte, à l'émission des globules polaires qui dégénèrent immédiatement.

Les divisions de maturation se déroulent normalement. Les stades prophasiques débutent toujours avant la ponte, jusqu'au stade tétrade, dans une vésicule germinative dont le volume diminue considérablement. Les deux divisions se succèdent rapidement.

Toutes ces images nous sont apparues parfaitement nettes sur des coupes histologiques, après des colorations courantes. La réaction de Feulgen nous a permis de déceler les granulations chromatiques les plus fines qui sont colorées électivement par la fuschine de Schiff.

Cependant après les divisions de maturation il nous a été impossible d'observer la vésicule germinative qu'aucune technique de coloration ne met en évidence. Le suc nucléaire a complètement diffusé dans le deutoplasme, l'acide désoxyribonucléique n'est plus décelable. Malgré les soins que nous apportons à l'inclusion à la celloïdine et à la coloration, les résultats donnés par la réaction de Feulgen étaient négatifs.

Il est peut-être permis de penser avec BALBIANI, qui a constaté la disparition de la vésicule germinative dans les œufs pondus d'Arachnide, que la substance chromatique diffuse totalement dans le cytoplasme de l'œuf. Ceci devient net chez les *Callipallene* dont les œufs atteignent 200 μ .

Nous avons particulièrement étudié le déroulement de ce phénomène

PLANCHE I.

Fig. 1 et 2. — Ovogenèse d'*Endeis spinosa*. Coupe transversale dans un fémur. Stades prophasiques de la division de maturation. — Fig. 4. — *Achelia echinata*. Divers stades de l'ovogenèse. Division de maturation. — Fig. 3. — *Callipallene emaciata*. Coupe longitudinale dans un fémur. Stade prophasique où les chromosomes forment des diades. — Fig. 5. — Spermatogenèse d'*Endeis spinosa*. a, spermatocyte I; b, Spermatocyte II; c, deuxième mitose de maturation; d, Spermatides; e, spermatozoïde. — Fig. 6. — Spermatogenèse d'*Achelia echinata*. a, Spermatocytes I. Prophase de la première mitose de maturation; b, Métaphase de la première mitose de maturation; c, Deuxième mitose de maturation; d, Spermatides; e, Spermatozoïde.

1-2-3-4 : Bouin, Duboscq-Brasil, Feulgen. — 5-6 : Bouin, Hématoxyline Ferrique.

dans les œufs d'*Endeis spinosa* qui offrent le double avantage d'être très abondants, et pauvres en vitellus, ce qui facilite l'observation.

Trois à quatre heures après la pònte, la substance gélatineuse qui enrobe les œufs est parcourue par des traînées de spermatozoïdes qui se dirigent vers les œufs qu'ils vont féconder. L'œuf d'*Endeis* contient un vitellus sous forme de sphérules régulières également réparties. Le chorion est mince. La vésicule germinative est réduite à une petite sphère excentrique contre la paroi de laquelle sont collés les chromosomes disposés en tétrades. Le spermatozoïde plante son acrosome dans le chorion, provoque le décollement de la membrane ovulaire et la formation d'une chambre optiquement vide dans laquelle il se réfugie. Il demeure en attente, généralement recourbé sur lui-même autour d'un granule réfringent. Presque simultanément s'amorcent les divisions de maturation ; les globules polaires, écrasés contre la membrane, se distinguent par un mince trait chromatique. Après les divisions de maturation, la vésicule germinative n'est plus décelable par les diverses colorations employées. Morphologiquement rien n'indique sa présence.

Au stade suivant, le noyau du spermatozoïde et celui de l'œuf apparaissent sous forme de pronucléi, d'aspect rigoureusement identique mais de taille différente. Ce sont deux vésicules fusiformes dont les extrémités baignent dans une plage de cytoplasme granuleux.

Les membranes nucléaires sont minces ; la substance nucléaire, peu colorable, est ponctuée de granulations chromatiques très fines d'abord et qui s'enrichissent progressivement. Ces amas chromatiques sont nettement Feulgen positif. Leur apparition est précédée de la formation d'un nucléole sur lequel elles sont généralement piquées avant de se disperser au sein de la substance nucléaire. Ensuite le suc nucléaire s'enrichit de granulations extrêmement fines et denses, vraisemblablement constituées par de l'acide ribonucléique.

Les deux pronucléi s'accolent l'un contre l'autre tout en conservant leur individualité.

La première mitose de segmentation commence. Les chromosomes de chaque pronucléus se disposent à la plaque équatoriale d'un fuseau dont les pôles montrent un aster, rayonnant probablement autour d'un centrosome que nous n'avons pu observer. Les stries de l'aster s'étirent longuement entre les sphérules vitellines qui adoptent elles aussi une disposition radiaire, et s'alignent entre les filaments de l'aster.

Il n'y a pas encore eu fusion des pronucléi. Les deux fuseaux sont

disposés côte à côte. Une fois les membranes nucléaires disparues, les fibres fusoriales se rapprochent et les deux plaques équatoriales fusionnent jusqu'à n'en former plus qu'une. C'est alors probablement que les chromosomes de l'individu mâle et de l'individu femelle s'unissent.

Des images identiques nous ont été données par les œufs d'*Achelia*. L'amphimixie se fait tardivement, il n'y a pas de fusion des pronucléi avant la première mitose de segmentation. L'union des chromosomes apportés par les deux parents se fait au stade de la métaphase de la mitose de segmentation.

Nous pouvons rapprocher ces images de celles données par HAECKER (1909) et HEBERER (1932) au sujet de la fécondation des Copépodes.

Segmentation.

La segmentation chez les Pycnogonides revêt différents aspects apparemment complexes. Totale et égale chez les espèces à petits œufs : *Achelia echinata* (*Ammotheidae* Ascorhyncomorphe), *Endeis spinosa* (*Endeidae*), *Anoplodactylus* (*Anoplodactulae* Nymphonomorphe), elle est typiquement superficielle chez les Pycnogonides qui possèdent de gros œufs (*Callipallene emaciata*) contrairement à ce qui a été dit par les auteurs qui nous ont précédée dans cette étude. Chez *Nymphon gracile* (*Nymphonidae*), dont les œufs sont de taille moyenne, elle n'est qu'apparemment totale ; comme chez *Callipallene* il n'y a pas ségrégation des blastomères.

Est-ce à dire que la teneur des œufs en vitellus est le seul facteur qui oriente la segmentation ? L'étude de certains *Ammotheidae* qui possèdent des œufs de 675 μ (*Ammothella tuberculata*) nous montrerait que l'abondance du vitellus n'entraîne pas nécessairement des modifications profondes du développement. Il apparaît donc que les facteurs héréditaires sont déterminants dans les processus de la segmentation, malgré l'importance des facteurs physiques. Nous distinguerons chez les Pycnogonides plusieurs types de segmentation.

1. — SEGMENTATION TOTALE ET ÉGALE.

Dans ce cas la première division se déroule au centre de la masse vitelline, ce qui donne deux blastomères rigoureusement égaux dans lesquels le vitellus est également repart.

Le plan de la deuxième division n'est pas exactement perpendiculaire au premier. Un léger déplacement des blastomères contribue à leur donner une forme bien caractéristique de quart de sphère à trois faces planes. Les divisions suivantes sont méridiennes ; elles se succèdent à un rythme rapide et donnent une blastule faite de cellules pyramidales à bases polygonales. La plupart du temps, et c'est particulièrement net chez *Anoplodactylus angulatus*, chacun des quatre premiers blastomères se divisent indépendamment les uns des autres. Les sommets convergents des blastomères délimitent une cavité blastocœlienne généralement réduite.

Ces processus se déroulent d'une façon identique chez les trois espèces suivantes : *Achelia echinata* ; — *Endeis spinosa* ; — *Anoplodactylus angulatus*, dont le diamètre des œufs est respectivement de 75 μ , 50 μ et 30 μ .

Les processus qui président à la transformation de cette blastule en gastrule ne présentent pas, chez les espèces considérées, des différences essentielles, sinon chez *Achelia echinata* où la gastrule a une organisation assez inattendue. Après les divisions blastulaires, les fuseaux de segmentation prennent une position oblique ; les sommets des blastomères se détachent et tombent dans la cavité blastocœlienne où ils se disposent en une assise cellulaire à orientation spiralee.

Chez *Endeis spinosa*, ces cellules centrales aux contours bien délimités prennent rapidement une disposition chaotique, tandis que l'assise externe prolifère activement.

Chez *Anoplodactylus* cette assise moyenne paraît se refermer sur un blastomère central, quelquefois plus volumineux, qu'on a considéré comme une initiale endodermique. Ce stade est fugace. Le blastomère central se divise plusieurs fois tandis que les cellules blastodermiques prolifèrent activement. Et nous obtenons une ébauche diploblastique également constituée par un blastoderme unistratifié dont chaque cellule est bien individualisée, et un amas de blastomères centraux morphologiquement identiques. La différenciation des éléments situés au centre est plus ou moins durable. Ils fusionnent finalement en un syncytium qui englobe tout le vitellus restant.

Chez *Achelia echinata* (Pl. II, fig. 4) un phénomène secondaire vient modifier cette organisation gastrulaire. Presque toutes les cloisons cellulaires s'effacent. Il ne demeure du blastoderme qu'une calotte de cellules hautes qui se divisent transversalement et donne une deuxième assise

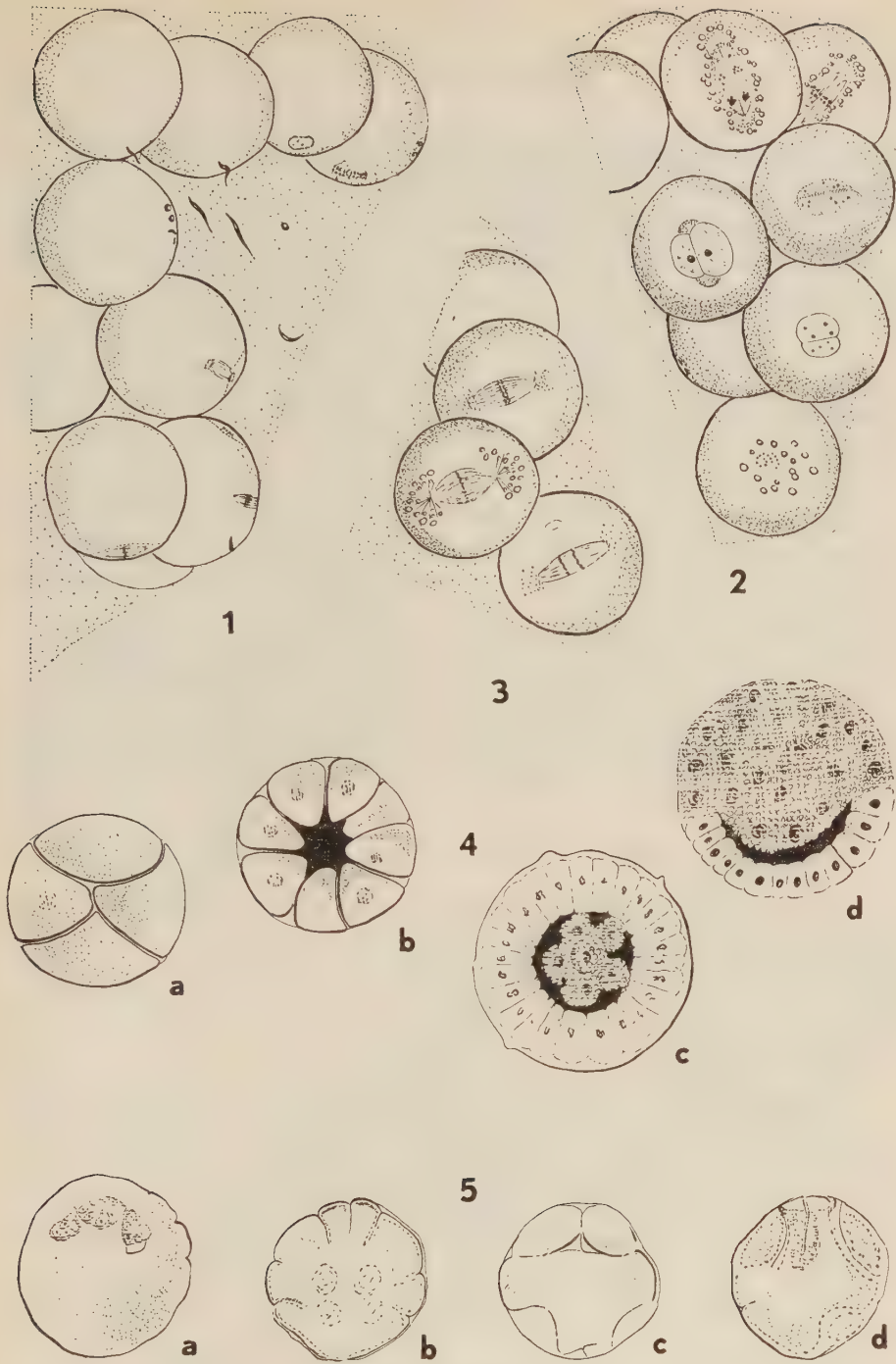


PLANCHE II.

Fig. 1 et Fig. 2. — *Endeis spinosa* Montagu. Fécondation. — Fig. 3. — *Endeis spinosa* Montagu. Première mitose de segmentation, métaphase et début de l'anaphase. — Fig. 4. — *Acheilia echinata* Hodge. — a-b-c-d, quelques stades de la segmentation où l'on voit se former la cavité blastocoelienne dans laquelle tombent les cellules blastocoeliennes, ébauche de l'endomésoderme. — Fig. 5. — *Acheilia echinata*. Développement embryonnaire montrant la formation des ébauches nerveuses (a et b) et précisant la position originellement préorale des ganglions chélicériens (c et d).

superposée à la première. Entre les deux assises s'ouvre une cavité secondaire, qui devient rapidement virtuelle.

La multiplication des cellules blastodermiques conduit à la formation d'un épithélium unistratifié et mince, dont les noyaux sont très resserrés. Le centre est occupé par le syncytium endo-mésodermique.

Cependant chez *Endeis spinosa* une partie des noyaux syncytiaux s'alignent concentriquement à l'ectoderme, tandis que les autres demeurent localisés au centre ; il semble que l'embryon évolue vers une ébauche à trois feuillets. En réalité ce stade est fugace et les noyaux se dispersent à nouveau.

Une étude statique du phénomène a pu laisser croire que l'on avait à faire à une gastrulation par épibolie. Si l'on examine les phénomènes dans leur développement, l'on voit nettement au contraire qu'il s'agit d'un type de segmentation variant autour du type spiral. La localisation des cellules au centre de l'ébauche ne nous paraît pas une preuve suffisante pour que nous les considérions comme des téloblastes. Leur destinée nous montre qu'elles demeurent longtemps liées aux autres blastomères au sein d'une ébauche commune, et leur différenciation est tardive.

2. — SEGMENTATION D'ABORD TOTALE ET ENSUITE PARTIELLE.

La segmentation de l'œuf de *Nymphon gracile* (Pl. III) débute, comme chez la plupart des Pycnogonides, par des divisions totales qui concernent les noyaux et le deutoplasme et donnent quatre blastomères égaux. Ces blastomères ont la forme très caractéristique de quart de sphère à trois faces planes, que nous avons décrite.

Le stade 8 amène une certaine inégalité. Deux divisions successives de 4 blastomères seulement sur 8, nous conduit à la formation d'une blastule inégale composée de trois assises cellulaires superposées constituées respectivement d'une assise de 4 macromères et deux assises de 8 micromères. Chaque division est suivie d'un léger déplacement du blastomère, qu'accompagnent des mouvements protoplasmiques visibles par transparence malgré la semi-abondance de vitellus. Aussi la segmentation revêt au début le type spiral sans toutefois l'atteindre parfaitement ; les blastomères sont disposés en quinconce.

L'apparition d'un nouveau noyau est signalée par une légère dépression de la surface de l'embryon ; un sillon superficiel limite le territoire blastomérique. Mais, dès le stade 8, les limites cellulaires s'effacent,

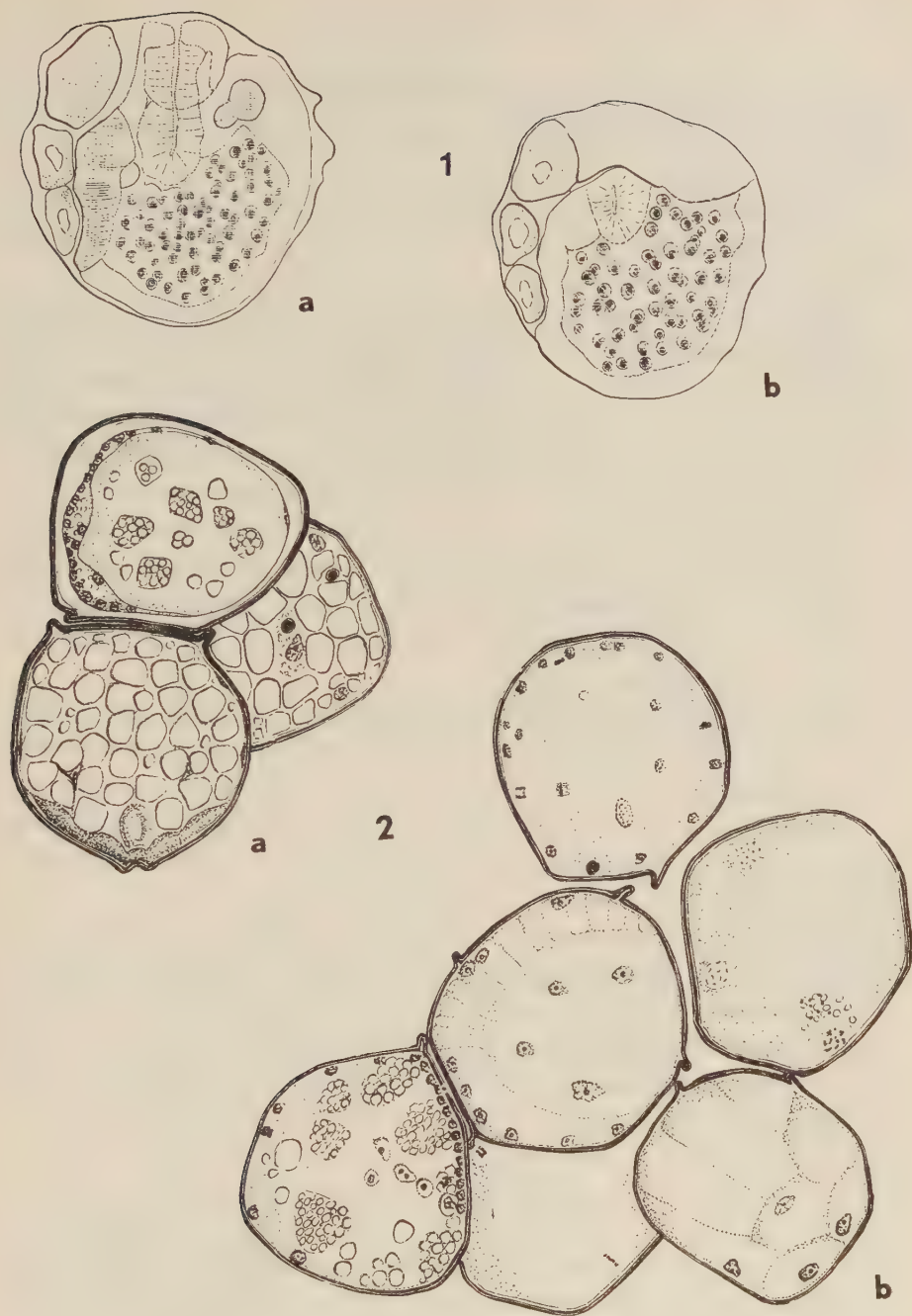


PLANCHE III.

Fig. 1. — *Achelia echinata* Hodge. Coupes sagittales dans un embryon âgé. — *b*, au niveau de la chélicère : *a*, au niveau de la trompe. — Fig. 2. — *Nymphon gracile* Leach. Segmentation et premiers stades du développement embryonnaire. Formation des ganglions cérébroïdes et chélicériens à partir d'un bourrelet ectodermique supra-œsophagien, chez un jeune embryon (*a*). On note, à ce même stade, la présence de noyaux polygonaux intra-vitellins (*b*).

un liseré acidophile délimite seul les différentes énergides. Contrairement à ce que l'on a pu penser, il n'y a pas véritablement ségrégation des blastomères.

La segmentation aboutit enfin à la formation d'une cœloblastule inégale comme cela s'observe par exemple chez *Telyphonus* (Arachnide de l'ordre des Uropyges).

La cavité blastocœlienne étant devenue virtuelle, la gastrulation se fait par épibolie. Les micromères prolifèrent, contournant les macromères et les ensèrent progressivement dans une assise cellulaire qui se referme sur eux. Généralement les lèvres du blastoderme constituent le blastopore. Il ne semble pas que ce soit le cas ici, le blastopore s'ouvrant au cours de processus qui se déroulent ultérieurement.

Le blastoderme constitue donc une assise continue, formée au pôle animal par de hautes cellules nombreuses, tandis que le pôle végétatif est limité par un épithélium mince où l'on ne trouve que de rares noyaux. Au centre, les gros blastomères se fondent en une masse syncytiale, riche en deutoplasme.

Chez *Nymphon*, l'ébauche embryonnaire se différencie précocement et selon le mode qui caractérise l'embryogenèse de certains Arachnides. La cœloblastule évolue vers une pérblastule. Les noyaux se groupent au pôle animal où ils constituent la bandelette germinative, tandis qu'au centre existe une ébauche commune, syncytiale endo-mésodermique, qui retient tout le vitellus.

La distribution particulière du deutoplasme dans les premiers blastomères semble indiquer qu'une différenciation chimique précède la différenciation morphologique, ce qui semble être le sens de la gastrulation des Pycnogonides. Et contrairement à ce que nous avons vu chez les espèces précédemment étudiées, la segmentation paraît déterminée ici, dès les premiers stades.

3. — SEGMENTATION SUPERFICIELLE.

Tant au point de vue de la segmentation que de la gastrulation et l'on peut ajouter de l'embryogenèse en général, *Callipallene* a un comportement particulier que la richesse des œufs en vitellus ne suffit pas à justifier.

Contrairement à ce que nous avons vu jusqu'à présent, la première division de segmentation donne naissance à deux blastomères inégaux (Pl. IV). La segmentation s'amorce comme pour les espèces précédem-

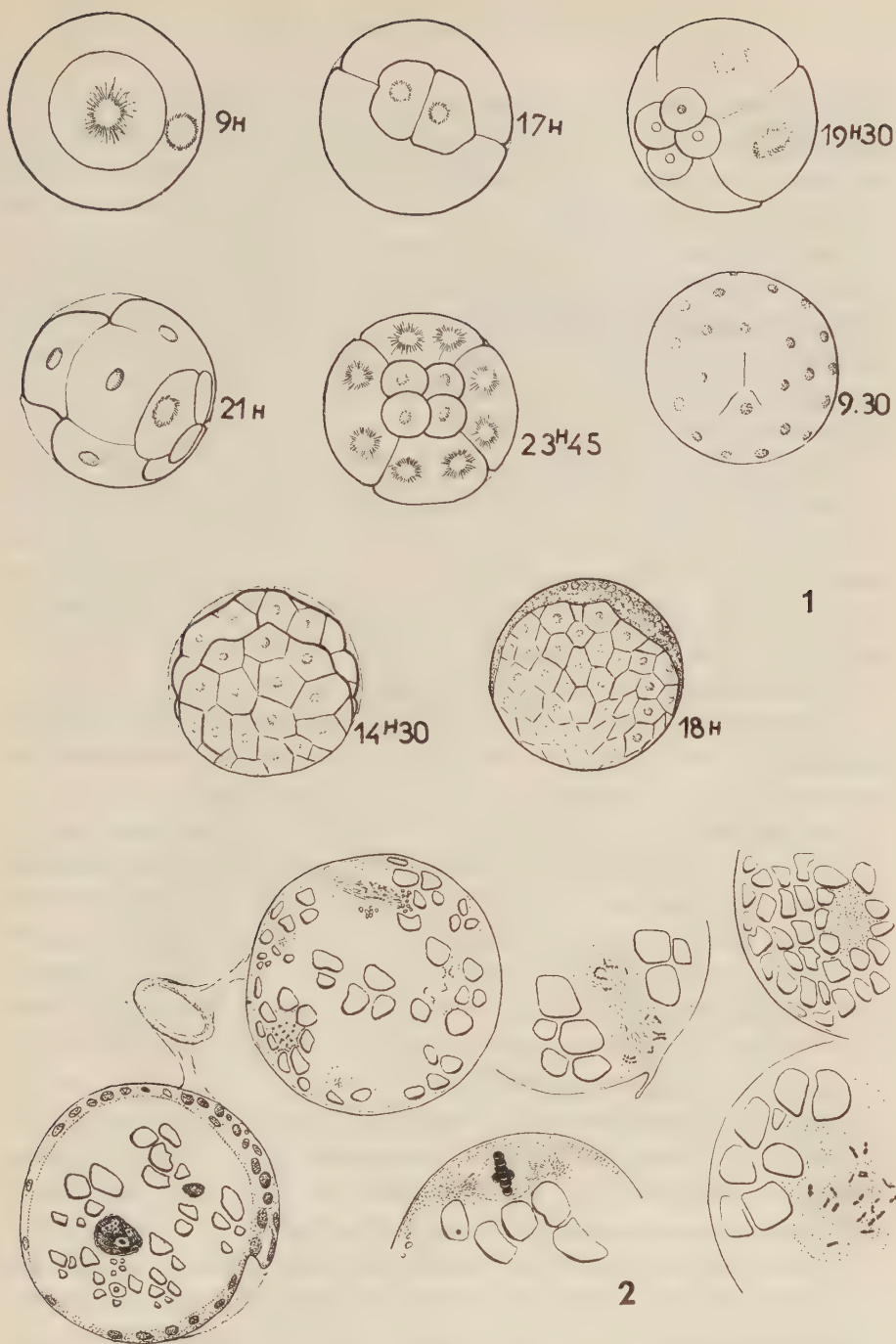


PLANCHE IV.

Fig. 1. — *Callipallene emaciata*. Segmentation de l'œuf. (les heures auxquelles les observations ont été faites, sont mentionnées. — Fig. 2. — *Callipallene emaciata*. Divisions de maturation de l'œuf et segmentation.

ment étudiées, selon le type spiralé, et au stade 8 nous avons une alternance parfaite de 4 micromères et 4 macromères. Les divisions qui suivent n'intéressent que les macromères. Un premier plan les partage en deux assises parallèles et superposées, chaque macromère correspondant exactement au macromère du cercle sus-jacent. Les suivantes sont méridiennes ; toutes ont lieu simultanément. A ce stade, l'ébauche présente la particularité d'être formée de 4 micromères alternant avec les macromères qui, eux, sont disposés en quartiers verticaux. La segmentation au départ spiralée, s'oriente ensuite vers une segmentation de type radiaire.

Tout comme chez *Nymphon* nous avons été étonnée que les coupes histologiques ne nous montrent pas le cloisonnement cellulaire que les observations faites sur le vivant, indiquent. En réalité la démarcation entre deux territoires blastomériques n'est soulignée que par un sillon superficiel ; les divisions des noyaux sont intravitellines et n'entraînent pas la division de la membrane ovulaire. Finalement les noyaux émigrent à la périphérie de l'œuf donnant une pérblastule typique.

Il n'est pas un auteur qui ait décrit d'une manière satisfaisante la gastrulation chez *Callipallene*. Le phénomène est difficile à suivre sur des coupes qui ne permettent qu'une étude statique.

La pérblastule qui apparaît extérieurement comme une morula composée de cellules polygonales, se creuse d'un sillon semi-méridien, l'une des lèvres du sillon chevauche sur l'autre. C'est l'ébauche de toute la région antérieure qui se forme, tandis que les noyaux se groupent ventralement. Des noyaux demeurés intravitellins constituent un syncytium au sein duquel ils évoluent en cellules amiboïdes. Et nous aboutissons là encore à un blastoderme épithélial entourant un syncytium de noyaux libres baignant dans le deutoplasme.

Si la segmentation des œufs de *Pycnogonides* revêt plusieurs modes nettement différents, on peut y retrouver une ligne générale commune qui s'apparenterait assez à la segmentation des Chélicérates en général. Évidemment une des premières caractéristiques, la disposition alternante des premières blastomères, met en évidence les affinités annéliennes de ces Arthropodes. Ce mode de segmentation des œufs de *Pycnogonides* n'a pas échappé à DOGIEL qui l'a décrite chez *Pycnogonum* mais chez cette seule espèce.

Quelle qu'elle soit, la segmentation correspond à peu près fidèlement aux images classiques.

Gastrulation.

LES FEUILLETS ET LEUR ÉVOLUTION.

La gastrulation apparaît comme un phénomène complexe que nous ne saurions limiter, comme cela a été fait, à telle ou telle figure fixant un moment du processus. Nous assistons tout d'abord à la répartition du matériel ovulaire et à la localisation en deux régions distinctes : le blastoderme et le syncytium endo-mésodermique. La gastrulation se continue chez la plupart des espèces par l'organisation de l'embryon, à partir du sillon blastoporal semi-équatorial. Chez *Callipallene* ce sillon blastoporal est réduit semble-t-il à une fossette blastoporale.

1. — L'ectoderme.

Les premiers stades de l'embryogenèse des Pycnogonides, que nous appellerions volontiers avec DALCQ (1954) *morphochorèse*, diffèrent selon que l'on a affaire à un type de développement progressif, ou à un type de développement condensé.

Dans le premier cas, qui est celui des *Ammotheidae*, *Proxichilidae* et des *Endeidae*, les embryons se creusent de sillons qui délimitent les ébauches des trois paires d'appendices larvaires, précédant la formation de la bandelette germinative. Un premier sillon semi-équatorial partage l'un des hémisphères en deux régions symétriques, déterminant la face ventrale de l'embryon. Ce sillon continue à se creuser en s'étalant latéralement, formant une gouttière à section triangulaire à l'image du sillon gastral des onychophores. Mais cette organisation gastrulaire est très fugace, comme chez les Arachnides d'ailleurs ; les bords surélevés sont fendus perpendiculairement par deux nouveaux sillons qui délimitent trois paires d'ébauches symétriques.

Cependant, à la partie antérieure s'ouvre un orifice d'origine blastoporale, dont la prolifération en profondeur donne le stomodeum. Le plancher de la gouttière s'épaissit pour donner naissance aux ébauches ganglionnaires.

Le deuxième cas concerne essentiellement l'embryogenèse de *Callipallene* qui se rapproche beaucoup plus de celle des Arachnides. Très tôt un premier sillon tangeant à la surface de l'œuf délimite deux régions qui ne sont plus latérales comme dans le premier cas, mais antéro-

postérieures. Au niveau de la région antérieure, comprimée, on verra se former d'une manière confuse les ébauches qui constitueront le céphalon de l'animal, c'est-à-dire la trompe, les chélicères, et les segments des palpes et ovigères. La région postérieure donne les métamères prosomatiques et la zone terminale d'accroissement.

Le sillon séparant ces deux régions s'efface extérieurement, et on n'observe plus qu'une aire embryonnaire allongée à concavité dorsale comme chez les Arachnides. Mais ici la bandelette germinative est de taille beaucoup plus réduite ; aussi nous n'assistons pas réellement au « roulement » de l'embryon sur le vitellus tel qu'il a été décrit chez les Aranéides.

L'aire embryonnaire est donc très condensée ; il en résulte que le territoire appartenant aux chélicères occupe d'emblée une position latérale et antérieure par rapport à la bouche, position que nous qualifierons de parastomodéale. Nous savons que chez les Chélicérates en général les chélicères sont originellement postorales ; elles remontent au-dessus de la bouche au cours de l'ontogénèse.

L'embryon qui donnera naissance au protonymphon porte l'ébauche de trois paires d'appendices : chélicères, palpes, ovigères.

Chez *Callipallene* l'ébauche des palpes et des ovigères n'apparaît pas au cours de l'embryogénèse, par contre les ébauches des trois paires de pattes ambulatoires se forment simultanément. Dès le début de la métamérisation, deux sillons longitudino-dorsaux donnent à cet embryon une forme trilobitique caractéristique, autant de caractères qui accusent l'origine commune des Pycnogonides et des Chélicérates.

2. — *Endo-mésoderme.*

Nous avons déjà montré que, comme chez les Arachnides, les feuillets moyens et internes proviennent d'une ébauche commune endo-mésodermique. Nous n'avons jamais observé les jeux téloblastiques maintes fois décrits qui donnent généralement naissance au troisième feuillet.

Les éléments du syncytium interne (cellules blastocœliennes pour les uns, noyaux demeurés intra-vitellins pour les autres) se différencient en deux lignées cellulaires dont les caractères cytologiques sont parfaitement distincts.

Les unes paraissent dénuées de cytoplasme ; de fines travées acidophiles enserrent les îlots vitellins qu'elles contrôlent. Leurs noyaux triangulaires ou polygonaux épousent la forme des interstices du vitellus ;

un gros nucléole, quelquefois deux, plus rarement trois, en occupent le centre. La chromatine granuleuse est peu abondante.

Ces éléments qui digèrent progressivement le vitellus sont à l'origine de la formation de la cavité digestive. D'abord dispersés, ils s'organisent en épithélium, tout comme chez les Arachnides, par plages qui se relient les unes aux autres progressivement.

Nous assistons ainsi à la formation de l'endoderme telle que MORGAN l'avait observée.

Les seconds éléments, moins nombreux, présentent des caractères amiboïdes nets. Leurs noyaux rigoureusement sphériques ne possèdent pas de nucléole, mais une chromatine dense. Le cytoplasme homogène dessine un contour net et régulier. Ils sont dispersés au sein des cellules digestives, avant de se rapprocher de l'ébauche embryonnaire. Leurs caractères cytologiques, leur amiboïsme, les désignent comme les cellules souches du mésenchyme embryonnaire dont on connaît les potentialités évolutives multiples.

Est-ce à dire que la participation de l'ectoderme à la formation du mésenchyme soit nulle ? Il est assez probable, bien qu'il ne nous soit pas possible de l'affirmer, que certains éléments proviennent du feuillet externe, car avec BRACHET, DALCQ et GERARD « ... nous dirions même volontiers qu'il (le mésenchyme) est un état fonctionnel de matériaux issus indifféremment de chacun des trois feuillets ». Ces éléments, les plus externes donneront en particulier la musculature.

Après différenciation des cellules digestives, les éléments du « *feuillet moyen* » s'organisent en un tissu lâche remplissant la cavité générale. Les éléments qui doublent l'ectoderme d'une part, l'endoderme de l'autre, sont les futurs myoblastes. Les éléments médians correspondent aux cellules qui tombent généralement dans la cavité cœlomique. Mais le cœlome proprement dit a phylogénétiquement disparu de l'embryogenèse des Pycnogonides.

Chez *Callipallene emaciata* cet aspect de la gastrulation se manifeste d'une manière typique ; au sein des tissus qui forment la bandelette germinative, on distingue plusieurs catégories de cellules disposées sans orientation précise : cellules amiboïdes arrondies ou ovalaires, avec amas central de chromatine dense, ponctuée d'un nucléole, que nous avons considérées comme des cellules du mésenchyme. Ces cellules baignent dans un tissu serré à gros noyaux foliacés, qui sont apparemment d'origine ectodermique.

On ne retrouve pas dans la gastrula des Pycnogonides la structure morphologique que ce terme suggère généralement. Certes, nous retrouvons les divers remaniements subis par le matériel embryonnaire, qui permettent la localisation des potentialités de l'organisme. Mais cette différenciation ne se traduit pas par une différenciation morphologique qui conduit à la représentation classique de l'ébauche à trois feuillet. En aucun moment, nous n'observons l'apparition sous quelque forme que ce soit, de cavité ou bandelette dérivant du « cœlome ».

Cette absence du cœlome, sous sa forme classique, n'a pas échappé aux auteurs qui ont abordé l'étude du développement embryonnaire des Pycnogonides. DOGIEL (1913) affirme avec beaucoup de fermeté qu'il n'a jamais observé de cavité cœlomique. Il décrit un cœlenchyme diffus dont il ne précise pas l'origine embryonnaire. Par contre, MORGAN (1891) étudiant le développement de *Callipallene* pense, en faisant d'ailleurs beaucoup de réserves, qu'on pourrait admettre l'existence d'ébauches cœlothéliales. Les données de MORGAN ont été contestées dans les travaux plus récents. Et nos observations viennent confirmer l'opinion des auteurs précédents, à savoir qu'en aucun moment, ni la larve ni l'adulte ne possèdent de formation cœlomique. D'ailleurs l'absence de néphridies et de gonoductes nous paraît constituer une preuve supplémentaire de cette régression totale.

Si l'on donnait à ce trait — l'absence du cœlome — une importance capitale, il éloignerait considérablement Pycnogonides et Arachnides. En fait, la régression du cœlome constatée chez les Limules, est devenue totale chez les Pycnogonides, alors qu'elle se manifeste peu chez les Arachnides qui ont conservé on le sait, des caractères extrêmement archaïques.

Par contre, on note une grande similitude dans les premiers stades embryogénétiques : quel que soit le point de départ de la segmentation troublée chez les Arachnides par des phénomènes cœnogénétiques, nous aboutissons la plupart du temps, dans l'un et l'autre cas, à la formation d'une pérblastule typique avec constitution d'une ébauche endomésodermique entourée par un ectoderme unistratifié. MILLOT décrit même la formation d'un endo-mésoderme et d'un ecto-mésoderme qui serait analogue à ce que nous décrivons chez les Pycnogonides.

B. — PÉRIODE POST-EMBRYONNAIRE

Chez les Pycnogonides, l'éclosion, autrement dit la sortie du chorion, donne naissance, soit à une prélarve libre que deux mues consécutives conduisent à la vie autotrophe, soit à une prélarve immobile. Il faut entendre par prélarve la ou les stases qui séparent l'embryon éclos de l'animal autotrophe¹. Donc, la période embryonnaire qui s'achève théoriquement lorsque l'embryon devient un être autotrophe, prend fin pour la plupart des espèces à la naissance de la larve protonymphon. Pour *Callipallene* elle se prolonge jusqu'à l'acquisition de la troisième paire de pattes ; passée cette stase, la prélarve qui était immobile et fixée aux ovigères paternels, devient libre au cours d'une première mue larvaire et acquiert la vie autotrophe. C'est à ces stases dissemblables de la phase larvaire que débute la période post-embryonnaire.

Le protonymphon.

La larve protonymphon est caractéristique du groupe des Pycnogonides. Des auteurs, dont DOHRN (1881), ont essayé d'établir un parallélisme entre les caractères de cette larve et ceux du Nauplius des Crustacés, en se basant essentiellement sur le nombre d'appendices. Il a été facile de démontrer que cet argument, pour si important qu'il soit, tombait devant le nombre de caractères divergents d'ordre morphologique comme anatomique et embryologique, présentés par les deux larves.

1. — MORPHOLOGIE EXTERNE.

La larve protonymphon (fig. 5) représente, comme nous le verrons, le céphalon de l'adulte portant un tubercule oculaire encore peu développé et trois paires d'appendices. Les appendices sont triarticulés ; leur article proximal porte une longue épine traversée par le canal de glandes spécialisées, situées à leur base.

La première paire, les chélicères, est insérée dorsalement. De nombreux auteurs ont prétendu qu'elles avaient une origine postorale et étaient devenues secondairement préorales. La position parastomodéale des ganglions chélicériens, comme nous le verrons, nous incite à penser

1. Colloque de Morphologie, Saint-Jean-de-Losne, 1956.

que leur migration est très précoce ; on peut même considérer que ces appendices ont définitivement adopté une position préorale.

Les chélicères sont terminées par des pinces préhensiles qui permettent également à la larve de se fixer au substrat. L'article distal constitue le doigt mobile de la pince ; il est bordé d'épines généralement nombreuses. La disposition et le nombre d'épines sont caractéristiques de l'espèce.

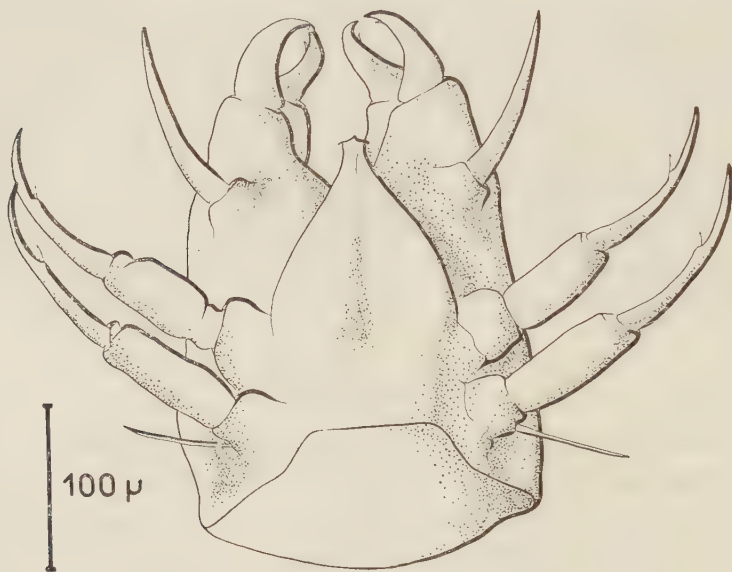


FIG. 5. — *Achelia echinata*. Larve protonymphon.

Les deux autres paires d'appendices sont insérés latéro-ventralement ; ils sont construits de manière identique : l'article distal est transformé en longue griffe ornée d'épines et de formations quelquefois complexes, comme chez *Ammonothea longipes*.

La larve protonymphon est également caractérisée par la présence d'une trompe, dont l'homologie avec la trompe des Acariens a été soutenue par SCHULTZE. Cette trompe massive est formée par trois antérieures, l'un dorsal, les deux autres latéro-ventraux. Ces derniers sont souvent à ce stade, imparfaitement soudés sur la ligne médiane.

2. — ANATOMIE INTERNE.

Ce stade protonymphon marque le début de l'organogenèse et présente une anatomie interne sommaire.

Le *tube digestif* est un sac clos, à la partie antérieure duquel débouche le stomodeum ectodermique. Postérieurement il est maintenu par trois tractus qui le relient à la paroi externe.

Le *système nerveux* comprend un cerveau où les trois paires de ganglions constitutifs, cérébroïdes, optiques et chélicériens, n'ont pas encore complètement fusionnés. La commissure reliant les ganglions chélicériens remonte vers les ganglions cérébroïdes pour s'intégrer à la masse cérébrale (fig. 20).

Par contre, la masse sous-œsophagienne est compacte ; les deux paires de ganglions ont déjà perdu leur individualité. Au stade protonymphon, s'annoncent les ébauches encore réduites de la chaîne ventrale.

L'absence de cavité coelomique devient très nette à ce stade, où la cavité générale est remplie d'un tissu lâche, *mésenchymateux*, qui étend sa trame entre la cavité digestive et l'hypoderme avec lesquels il entre en continuité.

Apparemment, ce tissu a l'aspect d'un réseau histologiquement peu différencié. Son évolution ultérieure nous interdit de le considérer comme un tissu de remplissage. Par contre nous serions tentés de l'homologuer au « tissu réticulé » des Arachnides que MILLOT (1926) définit comme « un tissu qui s'oppose au tissu conjonctif parce qu'il diminue avec l'âge en se transformant graduellement en d'autres éléments ». Ce réseau est coloré électivement par des colorants vitaux. Le bleu crésyl en particulier le met parfaitement en évidence.

Chez *Nymphon gracile* il est dense (fig. 3), ses mailles sont épaisses et fortement colorables. Chez *Achelia longipes*, au contraire, il est lâche. Aux entrecroisements on y distingue au moins deux catégories cellulaires où le bleu crésyl ne colore que les granulations cytoplasmiques, probablement mitochondriales.

Au stade protonymphon, le nombre de catégories cellulaires constitutives du mésenchyme est réduit ; il augmente au cours des stades suivants par différenciation des cellules embryonnaires mésenchymateuses.

Les fibroblastes fusiformes ou étoilés dessinent une trame sur laquelle viennent s'insérer des cellules d'aspect varié :

— des cellules rondes, volumineuses, à cytoplasme bourré de granules éosinophiles,

— des cellules tout aussi volumineuses à cytoplasme hyalin, histiocytes embryonnaires dont nous suivrons l'évolution ultérieurement.

Dorsalement, les cellules du réseau évoluent nettement vers le type leucocyte : le cytoplasme se vacuolise, et le noyau généralement lobé tend vers la pycnose.

A ce même stade, on peut également observer à la base de chaque chélicère, une cellule qui présente tous les caractères morphologiques



FIG. 3. — *Nymphon gracile*. Protonymphon (coloration vitale au bleu crésyl brillant).

d'un néphrocyte ; cette cellule est considérée effectivement par les auteurs comme excrétrice.

La phase d'intermue est caractérisée par une activité mitotique intense. Au niveau de l'hypoderme les mitoses sont également réparties. Par contre la croissance de l'épithélium digestif et du mésenchyme s'effectue au niveau d'une zone privilégiée bien délimitée, commune aux deux tissus, ce qui confirme leur origine commune (fig. 4). La zone de croissance est située à la pointe extrême du cœcum digestif.

Au moment où les appendices locomoteurs apparaîtront nous dis-

tinguerons des points de croissance nouveaux aux extrémités des cœcums digestifs qui se logent dans les ébauches appendiculaires.

Déjà à ce stade, les différentes catégories cellulaires qui composent le mésenchyme laissent présager l'existence de potentialités évolutives multiples que nous verrons effectivement se développer par la suite.



FIG. 4. — *Achelia echinata*. Zone d'accroissement endo-mésodermique à la partie postérieure du corps d'un proto-nymphon.

Il est à l'origine de la formation de tous les tissus et organes, en dehors du système nerveux et du tube digestif, aussi l'on est en droit de lui accorder une importance primordiale du point de vue organogénétique.

D'autre part, il est bien évident que sa position intermédiaire entre l'épithélium digestif et les formations ectodermiques lui confère également un rôle important dans le métabolisme.

3. — SEGMENTATION DE LA LARVE PROTONYMPHON.

Il n'existe aucune trace de segmentation chez la larve protonymphon ; aussi sa métamérisation a été fortement discutée, d'autant plus qu'il n'existe pas non plus de cavité coelomique pouvant servir d'indication.

La plupart des auteurs reconnaissent au protonymphon un segment préoral, trois segments postoraux portant chacun une paire d'appendices, un segment postoral sans appendice et enfin une partie postérieure représentant l'ébauche du segment anal.

Il est certain que cette métamérisation selon l'interprétation en particulier de MEISHENEIMER (1912) correspond exactement à la forme nauplienne. DOGIEL donne une interprétation toute différente : la région préorale serait constituée d'après cet auteur par deux métamères. La présence de deux paires d'organes ventraux dans la masse sus-œsophagienne, indique l'existence de ces deux segments préoraux.

Effectivement la masse cérébrale comporte deux paires « d'organes ventraux » rattachés, l'une aux ganglions cérébroïdes, l'autre aux ganglions chélicériens. Mais le nombre d'organes ventraux indique-t-il avec certitude le nombre de neuromères comme l'affirme Otto PFLUGFELDER (1952) ? Vraisemblablement non, la coalescence souvent précoce des ganglions, entraîne la suppression d'organes ventraux, ganglion et organe ventral ne se formant jamais simultanément.

D'autre part, avec les données embryologiques nouvelles, il est à peu près établi comme nous le montrerons, que les chélicères des Chélicérates occupent la position des mandibules des Mandibulates. Les centres antennaires ont disparu. Nous considérons que le protonymphon qui correspond au céphalon de l'adulte est constitué : d'une région pro-céphalique formée de l'acron et de territoires vestigiaux préchélicériens. Le premier métamère bien individualisé porte les chélicères. Viennent ensuite ceux des palpes et des ovigères. Chez *Achelia echinata*, un léger sillon sépare ces métamères de la région terminale qui est une zone d'accroissement. Deux protubérances latérales, ébauches encore réduites des appendices postérieurs aux ovigères, révèlent l'existence probable d'un quatrième métamère.

Ainsi décrit, le protonymphon ressemble beaucoup plus au stade larvaire des Limules, qu'au nauplius auquel on l'a longtemps comparé. En effet que faut-il penser du rapprochement Nauplius-Protonymphon. Certes, l'une et l'autre larve possèdent trois paires d'appendices, mais il n'existe aucune homologie entre eux. Les appendices naupliens représentent successivement les antennules, les antennes, les mandibules des Crustacés. Les appendices du protonymphon sont homologues des mandibules, maxillules et maxilles. L'architecture de l'appendice est différente : biramée chez l'un, elle est chez l'autre, constituée

d'une seule branche. De plus, la présence des chélicères classe incontestablement le protonymphon parmi les Chélicérates.

Organogenèse.

Nous venons de voir que chez la plupart des espèces de Pycnogonides le développement post-embryonnaire débute à partir de la larve hexapode qu'est le protonymphon. Au cours des métamorphoses qui conduisent cette larve vers la forme adulte, l'animal complète son organisation interne. Nous assistons au déroulement des deux séries de processus qui s'opèrent conjointement, sur le plan organogénétique interne et externe.

Chaque mue, à laquelle correspondent des modifications morphologiques externes, amène des transformations internes profondes.

ORGANOGENÈSE EXTERNE.

Pour aborder l'étude du développement larvaire des Pycnogonides, nous avons choisi un certain nombre d'espèces parmi celles, nombreuses, que l'on rencontre sur nos côtes.

Le choix que nous avons fait est fonction de plusieurs facteurs ; en premier lieu, de l'abondance des espèces que nous voulions étudier, car le travail que nous nous sommes proposé, a nécessité un matériel quantitativement important ; mais nous avons eu surtout le désir de présenter les divers modes de développement, depuis celui que caractérisent des mues nombreuses à partir d'une larve libre — le protonymphon — vers un type de développement dont les processus se déroulent presque complètement dans l'œuf. Entre les deux, se situe un troisième type très particulier, le développement du protonymphon des *Phoxichilidae*.

Pour l'étude du premier type nous avons choisi trois espèces : *Nymphon gracile* Leach ; — *Achelia echinata* Hodge ; — *Endeis spinosa* Montagu.

1. — *Nymphon gracile* Leach.

Nymphon gracile est le type le plus représentatif de ce groupe, et même semble-t-il, de l'ensemble des Pycnogonides actuels. Chez cette espèce, on ne constate pas de régression ni de disparition des appendices larvaires, comme on l'observe chez les autres espèces de ce groupe.

Chez *Achelia echinata*, les chélicères s'atrophient progressivement, tandis que chez *Endeis spinosa*, les chélicères et les palpes disparaissent complètement.

Le premier stade libre de la vie larvaire correspond à la larve protonymphon, caractéristique des Pycnogonides (fig. 5-6). L'éclosion est

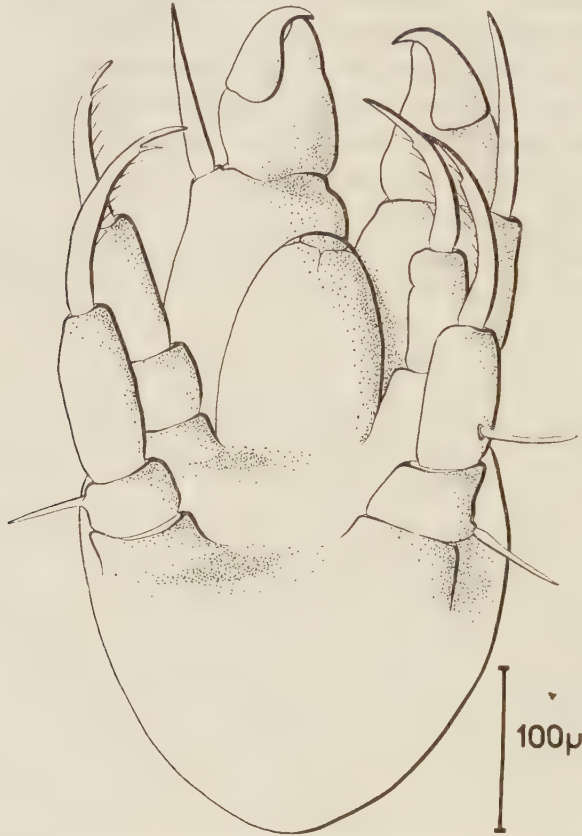


FIG. 6. — *Nymphon gracile*. Larve protonymphon.

accompagnée d'une première exuviation. Ce phénomène est également fréquent chez les Arachnides où le rejet du chorion est immédiatement suivi du rejet de la première, et même quelquefois, de la deuxième cuticule.

La deuxième mue conduit à une larve de taille à peine supérieure à celle du protonymphon ; cette larve ne présente que peu de modifications morphologiques par rapport à celle qui caractérise le stade

précédent. Mais la partie postérieure est dotée de trois proéminences qui sont les ébauches de la première paire de pattes locomotrices et d'une zone médiane de croissance (fig. 7). Au niveau de chacun de ces bour-

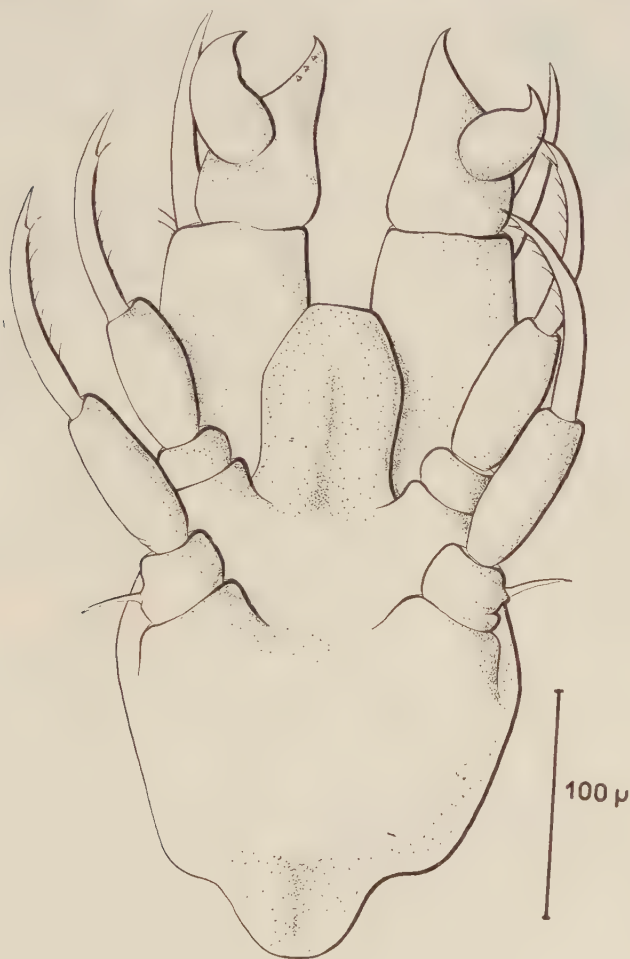


FIG. 7. — *Nymphon gracile*. Deuxième stade larvaire.

geons, l'ectoderme forme un bourrelet épais au sein duquel la multiplication cellulaire est très active. Simultanément, les tissus endomésodermiques sous-jacents prolifèrent également.

La troisième mue entraîne un accroissement notable de la taille de la larve. Par transparence, on distingue l'appendice locomoteur en formation. Bien que les nombreux replis des nouveaux téguments gênent

l'observation, on peut se rendre compte qu'à la fin de la phase d'intermue, l'ébauche appendiculaire est constituée par quatre proto-articles (fig. 8).

L'article basal se subdivise en trois parties : les coxa. L'article distal est orné à son extrémité de trois griffes dont une, la griffe centrale, est beaucoup plus longue que les deux autres. Les griffes se dévagent au moment de la mue. En même temps que le nouvel appendice, deux nouveaux bourrelets prennent naissance sur les bords latéraux de la zone d'accroissement.

La quatrième mue libère effectivement la première paire de pattes. Celles-ci ne sont formées à ce stade que de sept articles (fig. 9) : les trois coxa, le fémur, le tibia, le propode et la griffe terminale. On voit apparaître l'ébauche de la deuxième paire de pattes.

C'est la cinquième mue qui donne l'appendice définitif (fig. 10) par la segmentation du fémur en préfémur et fémur, et du propode en tarse et post-tarse. Cet appendice a une architecture identique à celle de l'appendice arachnidien, comme nous le verrons.

La seule modification que l'on constate concernant les chélicères est la disparition de la griffe qui porte le canal de la glande séricigène. La disparition de cette griffe, corrélative de l'atrophie de la glande, est générale dans la série des Pycnogonides.

Les transformations des appendices II et III de la larve portent d'abord sur les griffes terminales qui s'atrophient ; à l'extrémité des palpes, elles subsistent sous la forme d'un mamelon très surbaissé. Lorsque la larve acquiert sa troisième paire de pattes, les appendices sont représentés par des bourgeons de forme et de taille différentes (fig. 11). Le bourgeon des palpes est long, bien qu'unisegmenté. Il porte à son extrémité une longue épine, et une petite protubérance vestige des articles perdus. Il s'allonge encore, tout en s'enrichissant à son extrémité d'un bouquet d'épines. Il se segmente ensuite en trois articles (fig. 12). Les deux articles terminaux se divisent à la mue suivante, et portent le nombre de segments à cinq (fig. 13).

Le bourgeon de l'ovigère est court et plissé ; il s'accroîtra longtemps en longueur avant de se segmenter.

2. — *Achelia echinata* Hodge.

La transformation des appendices larvaires se déroule de façon analogue chez *Achelia echinata* (fig. 14). Avant de s'atrophier, l'ébauche

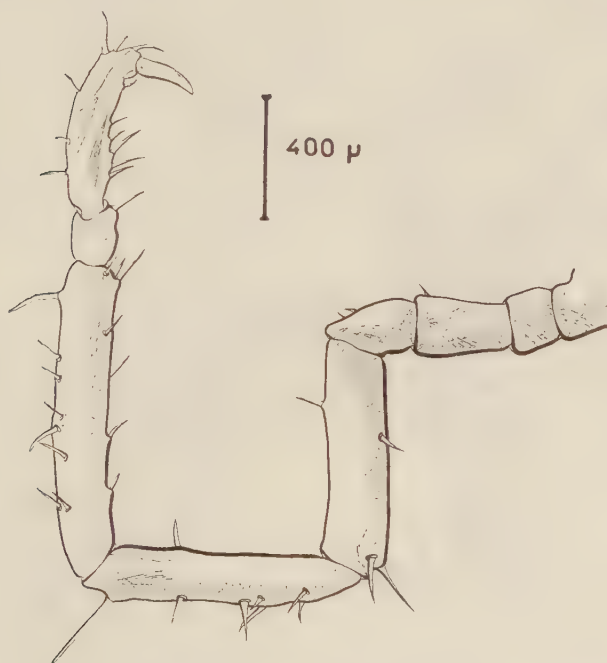
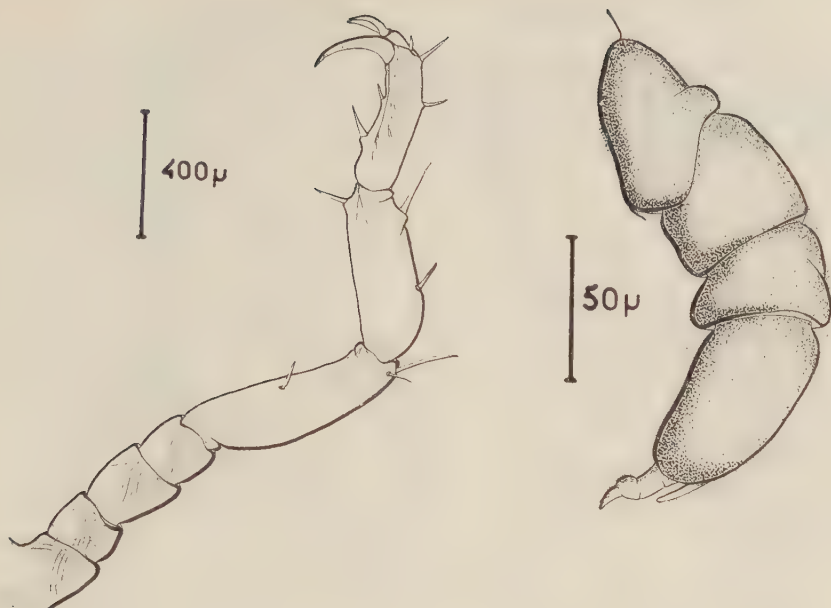


FIG. 8. — *Nymphon gracile*. Première ébauche des pattes locomotrices où l'on distingue les quatre proto-articles.

FIG. 9. — *Nymphon gracile*. Deuxième ébauche des pattes locomotrices.

FIG. 10. — *Nymphon gracile*. Appendice locomoteur.

Après la cinquième mue, le nombre d'articles est définitif.

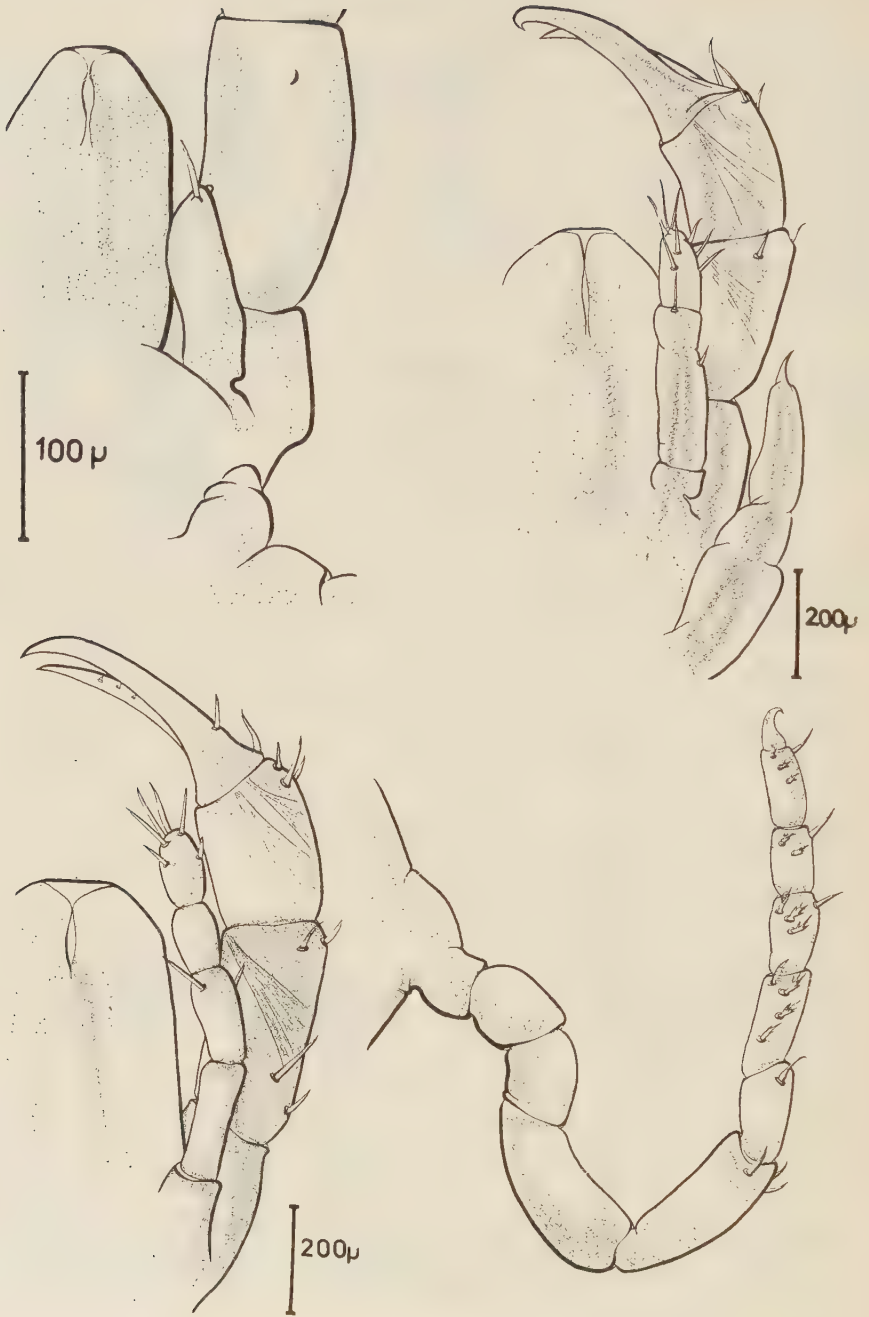


FIG. 11. — *Nymphon gracile*. Phase d'involution des deuxième et troisième appendices larvaires marquée par l'atrophie de la griffe terminale.

FIG. 12. — *Nymphon gracile*. Transformation des deuxième et troisième paires d'appendices larvaires, respectivement en palpes sensoriels et ovigères.

FIG. 13. — *Nymphon gracile*. Palpe et ovigères avec leur nombre complet d'articles.

des palpes acquiert une épine au deuxième article. Cet article se renfle ; la griffe qu'il portait disparaît, l'articulation qui le rattachait à l'article basal, s'efface. Il reste à la place de l'appendice larvaire un bourgeon surmonté d'une épine.



FIG. 14. — *Achelia echinata*. Appendices larvaires avant leur transformation en palpes et ovigères.

FIG. 15. — *Achelia echinata*. Début de la transformation des appendices larvaires.

Les processus de transformation de l'appendice qui donne les ovigères est identique. Cependant le bourgeon des ovigères est plus court et plus étroit (fig. 15). Mais tandis que le palpe recommence sa croissance immédiatement, le bourgeon de l'ovigère garde longtemps cette forme de protubérance unisegmentée.

3. — *Endeis spinosa* Montagu.

Chez *Endeis spinosa*, l'atrophie des appendices larvaires est brusque.

Les chélicères subsistent cependant jusqu'à la stase à quatre paires de pattes. Le scape est long et mince. A ce stade, l'on constate que sous l'exuvie, les tissus regressent. A la mue suivante, l'animal perd complètement ces premiers appendices larvaires.

Il en va de même pour les appendices II et III qui disparaissent à

un stade précoce. L'animal vient d'acquérir deux paires de pattes seulement, lorsque sous l'exuvie des deuxième et troisième appendices larvaires, les tissus ne forment plus que des bourgeons extrêmement réduits (fig. 16).

Le bourgeon des palpes disparaît complètement ; ces appendices sont inexistantes chez l'adulte.

Les ovigères, dont la présence est un caractère sexuel secondaire puisque seuls les mâles en possèdent, commenceront à croître à la maturité sexuelle.

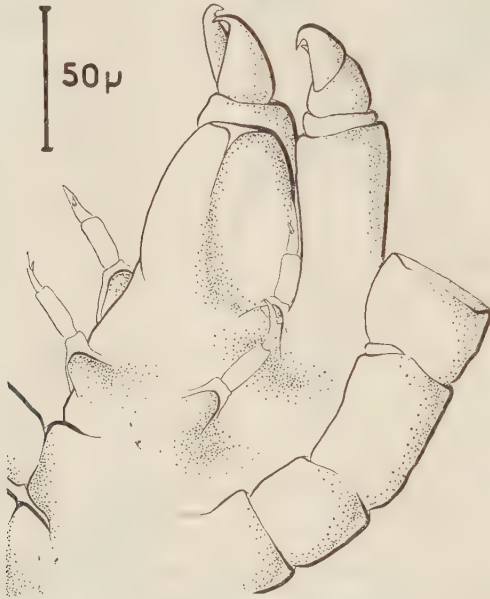


FIG. 16. — *Endeis spinosa*. Atrophie des appendices larvaires.

Chez ces trois espèces, toutes ces modifications ont lieu au cours de mues qui s'effectuent à un rythme régulier. La durée de la phase d'intermue est d'environ 6 à 7 jours. Ce temps varie nécessairement avec la température ambiante. *Le développement larvaire s'échelonne sur une dizaine de mues, nombre qui varie avec les espèces.*

Le deuxième type de développement qui se déroule de manière curieuse, ne concerne que les *Phoxichilidae*.

Les espèces de cette famille possèdent les œufs les plus pauvres en vitellus, aussi les larves protonymphon ne sont dotées que de très

peu de substance nutritive. A leur éclosion, si elles ne rencontrent pas un polype d'Hydraire qui leur servira d'hôte, elles sont vouées à disparaître. C'est donc, comme nous l'avons vu, dans la cavité gastrique d'un hydraire que les protonymphons des *Phoxichilidae* poursuivent leur développement.

Nous assistons, en premier lieu, à la régression de leurs appendices larvaires II et III qui se terminaient par de très longs filaments destinés à fixer l'animal aux hydrocaules. Seules les chélicères demeurent. Ensuite, les jeunes larves assimilent une quantité importante de substances nutritives ingérées par l'hôte, et deviennent très volumineuses. L'ectoderme larvaire s'épaissit et donne naissance presque simultanément à tous les ganglions nerveux. Le sac digestif bourré de réserves, s'accroît considérablement.

C'est à ce stade que les premiers sillons de la métamérisation apparaissent. Latéralement, chaque métamère s'adjoint une ébauche appendiculaire. En réalité, trois paires d'appendices seulement prennent naissance alors. La larve poursuit sa croissance. Lorsqu'elle a atteint une certaine taille, l'enveloppe du sac clos se rompt et la larve se dégage. Après sa sortie de la gale, la quatrième paire de pattes se développe ainsi que les ovigères.

Nous abordons l'étude du troisième type en décrivant l'organogenèse externe de *Callipallene emaciata* Dohrn. Nous avons signalé dans un précédent chapitre que l'embryogenèse accélérée de cette espèce aboutissait à la formation d'une larve possédant les ébauches des trois paires de pattes ambulatoires formées simultanément. Ces processus diffèrent totalement de ceux que nous avons décrits au sujet de *Nymphon gracile* ou d'*Achelia echinata*. Par contre ils rappellent ceux que l'on observe chez les *Phoxichilidae*, à la différence près qu'ici, l'animal n'est pas autotrophe.

A l'éclosion, le jeune embryon se libère de l'enveloppe ovulaire et de la première cuticule (fig. 17). Après un stade prélarvaire assez long, une deuxième mue donne une larve à trois paires de pattes. Cette larve porte des chélicères bien développées : par contre, les palpes font totalement défaut, et les ovigères sont représentés par des bourgeons courts tels qu'ils apparaissent chez les espèces précédemment étudiées au début de leur formation.

Après deux mues rapprochées (2-3 jours) l'une de l'autre, l'animal

qui apparaît, possède un nombre complet d'appendices normalement segmentés. Les ovigères se sont reformés à partir des bourgeons, comme nous l'avons déjà indiqué.

Pendant les premiers stades de la vie larvaire, et ceci est valable pour toutes les espèces considérées, l'exuviation s'effectue au niveau

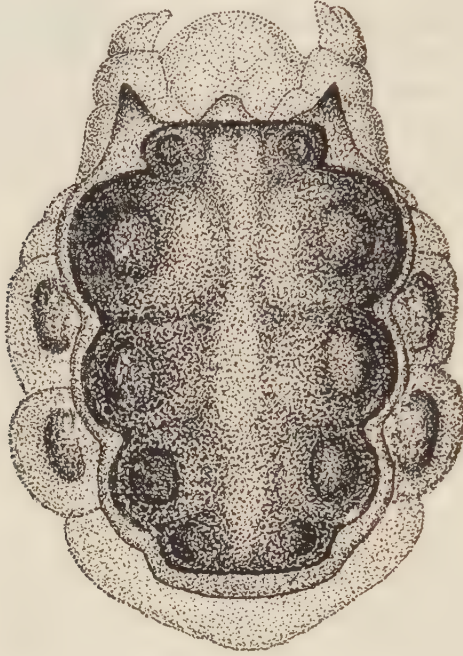


FIG. 17. — *Callipallene emaciata*. Jeune embryon.

d'une fente qui prend le bord antéro-dorsal du revêtement chitineux, comme chez les Merostomacées. Dès que s'est formé le péricarde, c'est-à-dire à la stase à quatre paires de pattes, et nous verrons quelle en est la raison, la carapace chitineuse se rompt sur ses bords latéraux, et l'exuvie est faite de deux valves, l'une ventrale, l'autre dorsale.

CONCLUSION.

Les métamorphoses des Pycnogonides mettent en évidence plusieurs éléments importants de leur morphogénèse :

Les processus de transformation des appendices larvaires II et III en palpes et ovigères, d'une part ; les processus de formation arthro-

génétique de l'appendice et la segmentation du corps, d'autre part, ces deux derniers éléments soulignant les affinités arachnidiennes de ce groupe.

Les métamorphoses que nous venons de décrire montrent clairement que palpes et ovigères ne sont pas des néo-formations comme on l'a longtemps cru ; les appendices définitifs, lorsqu'ils existent, se forment après une involution des appendices larvaires. Chez certaines espèces, soit les palpes, soit les ovigères, soit les uns et les autres disparaissent.

Nous voulons également souligner l'intérêt que présente l'analyse des processus arthrogenétiques, terme que nous devons à M. VACHON (1945). Elle se déroule comme chez les Arachnides, et il en résulte que l'appendice ambulateur est construit de ce fait sur le même type, avec une correspondance parfaite des différents articles, ce qui est une manifestation supplémentaire des affinités entre les deux groupes.

Les pattes ambulateurs.

Comme dans tout appendice arthropodien, il y a lieu de distinguer une région coxale et une région distale, composée chacune, d'un certain nombre d'articles dont la nomenclature ne peut être établie qu'en se référant aux processus de formation.

1^o *Région coxale.* — Chacun des quatre segments thoraciques se prolonge latéralement de processus sur lesquels s'insèrent les appendices locomoteurs.

BÖRNER considère les processus latéraux comme des articles non incorporés à l'appendice, et en fait un subcoxa.

Si l'on étudie la topographie de la musculature, on constate que les muscles antagonistes qui font mouvoir la première coxa s'insèrent sur les processus latéraux. Mais ces prolongements latéraux du corps ne possèdent pas de musculature propre qui permette de les considérer comme des articles soudés au thorax.

Donc la région coxale est constituée d'une manière typique, par trois articles comme cela se trouve généralement chez les Arthropodes.

Faisant suite aux processus latéraux, nous trouvons trois articles courts. BÖRNER les nomme deuxième subcoxa, première subcoxa et coxa. Par ailleurs BOUVIER (1923) d'après les travaux de SARS (1914) les appelle coxa, EWING (1928) les subcoxa, coxa, premier trochanter et HANSÉN (1930) précoxa, transcoxa et préfémur. Cette dernière manière

de voir nous paraît particulièrement erronée car l'arthrogenèse montre que ces trois articles sont issus d'un seul et même proto-article basal, alors que le fémur primitif se subdivise également en deux.

D'autre part DENIS (inédit) fait remarquer que le deuxième de ces articles porte les gonopores orifices qui appartiennent typiquement chez les Arthropodes, à l'article qui précède le coxa. La terminologie de BÖRNER nous semble donc la plus satisfaisante.

2° *Région distale*. — Nous avons vu que le fémur se subdivise en deux articles que nous sommes tentés d'appeler préfémur et fémur. BOUVIER, toujours d'après SARS, ne tenant pas compte de l'origine commune de ces deux articles, les nomme fémur et tibia I, auquel fait suite un tibia 2 issu du proto-article suivant. Ce tibia 2 nous le nommons tibia sl. Alors que chacun des articles précités possède un muscle extenseur et un muscle fléchisseur, sur le tibia 2 ne s'insère qu'un seul muscle. Le proto-article terminal se segmente en trois articles définitifs : tarse, propode et griffe.

Le tarse, court, est totalement dépourvu de tendon et de muscle. Il est passif et à ce titre nous devons le considérer comme un faux article au sens de GRANDJEAN (1954).

Le propode porte à son extrémité une longue griffe terminale cernée généralement de deux griffes auxiliaires plus courtes. La griffe terminale est mue par un système de muscles fléchisseurs et extenseurs et correspond vraisemblablement à l'apotèle des Arachnides, terme consacré par GRANDJEAN.

Il s'en suit de tout ceci que l'homologation est extrêmement aisée entre les différents articles de l'appendice pantopodien et de l'appendice arachnidien. Nous retrouvons dans la partie distale chez l'un et l'autre, les trois sections : fémorale, tibiale et tarsale, séparées par deux articulations principales ; et leur projection donne le quadrilatère caractéristique de l'appendice archinidien comme l'a montré GAUBERT (1892).

Comme l'a démontré VACHON, chez les Arachnides, ces sections correspondent aux proto-articles desquels sont issus les articles définitifs, après deux mues consécutives.

Le tableau suivant indique les différents articles et les synonymies.

PYCNOGONIDES			PSEUDOSCORPIONS GARYPUS
	BORNER 1914	BOUVIER 1923 d'apr's SARS 1911	VACHON
SECTION COXALE	2 ^e subcoxa	coxa I	Coxa
	1 ^{re} subcoxa	coxa II	
	Coxa	coxa III	Trochanter
SECTION FÉMORALE	Trochanter	Fémur	Préfémur
	Fémur	Tibia I	Fémur
SECTION TIBIALE	Tibia	Tibia II	Tibia II
SECTION TARSALE	Tarse 1	Tarse	Basitarse
	Tarse 2	Propode	Tarse
APOTÈLE	Post-tarse	Griffes	Post-tarse avec griffes et arolium

Les différentes régions du corps.

Comme chez la plupart des Chélicérates, le corps des Pycnogonides est divisé en deux régions nettement distinctes : le prosoma et l'opisthosoma.

Le *prosoma* est lui-même segmenté ; mais chez beaucoup d'espèces les articulations s'effacent et la segmentation est plus ou moins nette. Deux tagmes demeurent cependant parfaitement distincts : le céphalon d'une part et l'ensemble des quatre segments qui complètent le thorax d'autre part.

Le céphalon porte les chélicères, les palpes et les ovigères. Il est prolongé à l'avant par la trompe, et surmonté dorsalement d'un tubercule portant les yeux, au nombre de quatre. La trompe est une formation particulière aux Pycnogonides, dont la signification a été très discutée. Nous en donnerons une description plus précise dans un chapitre ultérieur.

L'*opisthosoma* est extrêmement réduit et ne présente plus aucune trace de segmentation. Chez les jeunes larves l'abdomen est replié sur

la face ventrale. Chez la stase à quatre paires de pattes, il se redresse, se plaçant soit dans le prolongement du corps, soit obliquement. Il porte l'anus à son apex.

ORGANOGENÈSE INTERNE. — DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME NERVEUX.

Les ganglions.

Chez les Pycnogonides, nous distinguons deux sortes de processus dans le développement ontogénétique du système nerveux : l'une a trait à la genèse du système nerveux des larves protonymphon, l'autre à la genèse du système nerveux des larves de *Callipallene* qui ont, comme nous l'avons décrit, un développement embryonnaire accéléré.

Certes, dans l'un et l'autre cas, le plan est identique, le système nerveux prenant naissance en deux régions distinctes : l'une antérieure, donne les ganglions cérébroïdes et chélicériens, l'autre, ventrale, donne la masse sous-œsophagienne. Mais leur formation comporte des modalités différentes.

Dans le premier cas, un bourrelet ectodermique coiffe la région antéro-dorsale de l'embryon faisant demi-cercle autour et au-dessus du stomodeum. Cet épaississement cellulaire est divisé par une série d'étranglements qui délimitent de part et d'autre d'une plaque médiane impaire, les ébauches des premier et deuxième ganglions. Un second bourrelet s'étend longitudinalement à la face ventrale de l'embryon ; il se fragmentera et donnera deux paires d'ébauches nerveuses symétriquement disposées.

Lorsque les ébauches antérieures se séparent de l'ectoderme les deux côtés symétriques se rapprochent sur la ligne médiane et viennent se ranger dans le prolongement des ébauches des ganglions ventraux.

A son éclosion, la larve protonymphon ne possède que les ganglions sus et sous-œsophagiens.

La masse sus-œsophagienne est constituée par les ganglions cérébroïdes réunis par la plaque médiane impaire, et les ganglions chélicériens partiellement fusionnés. Il semble, à ce stade, que seuls ces deux neuromères participent à la formation du cerveau. Dorsalement le cerveau se trouve en contiguïté avec les ébauches des ganglions optiques encore extérieures à la masse cérébrale. Les ganglions chélicériens envoient des nerfs aux chélicères et à l'antimère dorsal de la trompe, confirmant leur origine secondairement céphalique.

Les ganglions ventraux fusionnent tôt en une *masse sous-œsophagienne* que d'épais connectifs reliait aux ganglions précédents. Ils innervent les deuxième et troisième paires d'appendices larvaires.

Les ébauches de chacun des ganglions de la chaîne ventrale se forment presque simultanément à la mue suivante (fig. 18). Rapidement apparaissent des amas sympétriques de neuroblastes, disposés par paires, et nettement distincts les uns des autres. Un ou deux neuroblastes gan-



FIG. 18. — *Nymphon gracile*. Début de la formation de la chaîne nerveuse chez le protonymphon (Bleu de méthylène).

glionnaires poussent un long prolongement, futur axone, tenant lieu de connectif. Il se forme de la sorte et successivement, trois paires de ganglions ; la troisième paire ne possède à ce stade, qu'un nombre réduit de neuroblastes rattachés à l'hypoderme par un pédicule unique.

Ensuite, comme chez la plupart des Arachnides, les neuroblastes se rassemblent en un bourrelet qui, en s'éloignant de l'ectoderme, se creuse. C'est dans ces enfoncements que se logent les « organes ventraux » des anciens auteurs, dont nous parlerons au chapitre suivant.

Les îlots de neuroblastes enserés dans le réseau mésenchymateux seront, après différenciation des neurones, enveloppés dans une gaine

formée au dépens de ce tissu. Le neurilemme d'abord très mince, s'épaissit progressivement.

Dans le deuxième cas, qui est celui du *Callipallene*, toutes les ébauches ganglionnaires apparaissent simultanément ou presque (fig. 19). L'embryon acquiert d'emblée une chaîne nerveuse identique à celle de l'adulte quant au nombre des ganglions qui la composent.

La bandelette germinative se segmente, et l'on distingue par transparence, antérieurement à la bouche :

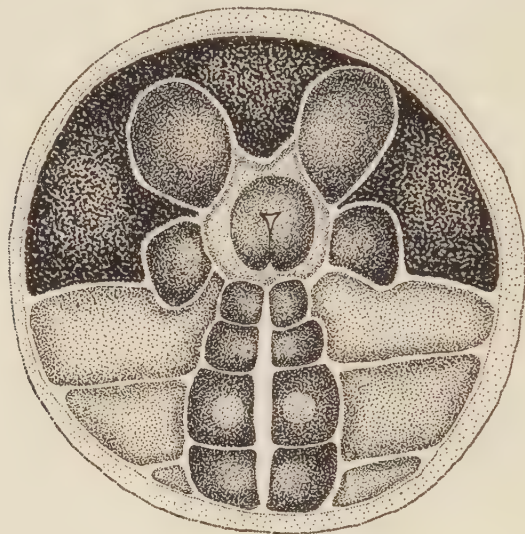


FIG. 19. — *Callipallene emaciata*. Ganglions nerveux de l'embryon vus par transparence dans l'œuf.

— les deux ganglions cérébroïdes massifs et les ganglions chélicériens de part et d'autre de ceux-ci. Postérieurement apparaissent les deux neuromères correspondant respectivement aux palpes et aux ovigères. Ces ébauches sont de taille beaucoup plus réduite que les autres. Suivent les ganglions de la chaîne ventrale.

Nous remarquons donc que, quelle que soit l'espèce à laquelle nous nous adressons, la chaîne nerveuse qui apparaît précocement et avec des modalités différentes, montre une disposition identique. Chez les Pycnogonides, les ganglions chélicériens ont une position d'emblée pré-orale ou plus exactement parastomodéale. Ils se forment toujours à la partie antérieure de l'embryon. Il va sans dire que la commissure

qui les unit est également préorale (fig. 20). Ce fait a été, en son temps, timidement souligné par BALFOUR.

HANSTRÖM, WIREN attribuent aux ganglions des chélicères une position sous-césophagienne. Les observations que nous avons faites sur de tout jeunes embryons d'*Achelia echinata* entre autres, semblent démontrer le contraire. La progression du neuromère chélicérien vers les régions préorales, caractère de l'évolution ontogénétique qui se manifeste chez tous les Chélicérates, a été fixée chez les Pycnogonides au cours de l'évolution phylogénétique.

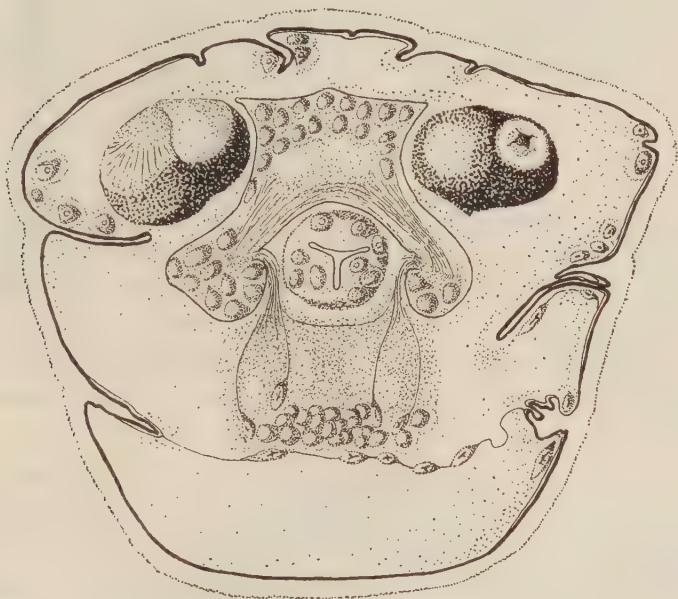


FIG. 20. — *Nymphon gracile*. Coupe transversale dans un embryon, au niveau des ganglions nerveux supra et sous-césophagiens.

Formation des nerfs.

La formation du nerf est complexe ; elle met en jeu le tissu nerveux, l'ectoderme sous-jacent et le mésenchyme qui trace la voie au futur nerf.

Le ganglion demeure relié à la région ectodermique d'où il est issu ; un certain nombre de neuroblastes sont directement rattachés par des axones encore peu développés à un bouquet de cellules ectodermiques en voie de différenciation ; les éléments du mésenchyme forment autour

de ce faisceau de fibres un manchon cellulaire qui prolifère activement et donne la gaine du nerf. Très tôt la liaison est ainsi établie (fig. 21-22), entre le ganglion et le territoire qu'il doit desservir.

De proche en proche nous assistons à la formation d'une chaîne nerveuse scalariforme de type annélidien, formée de deux parties symétriques, totalement indépendantes l'une de l'autre au début de la vie embryonnaire, les connectifs se formant avant les commissures. La condensation ganglionnaire observée chez la plupart des Arthropodes ne fait que débiter chez les Pycnogonides avec la coalescence des premier et deuxième ganglions ventraux. Par contre nous constatons la céphalisation devenue définitive de ganglions appartenant normalement chez les Arthropodes à la région post-orale.

ANATOMIE DU SYSTÈME NERVEUX.

Le système nerveux central des Pycnogonides ne montre pas la condensation ganglionnaire que l'on trouve chez les Arachnides. Mais, comme chez tous les Chélicérates, la régression plus ou moins totale des métamères préoraux rend l'observation délicate. Aussi la constitution du système nerveux des Pycnogonides, comme celle des Arthropodes en général, à des degrés différents, a suscité de nombreuses divergences d'interprétation.

Nous avons vu que tous les auteurs à l'exception de BALFOUR qui, d'après les données de DOHRN, admet le contraire, affirment l'origine post-orale du neuromère chélicérien. Le problème qui se trouve au centre de leurs divergences, est posé par l'existence hypothétique ou certaine de ganglions rostraux signalés par WIREN. Ce problème se pose d'une manière identique chez les Arachnides. D'autre part l'innervation si complexe de la trompe a également suscité beaucoup d'intérêt sans qu'on ait pour autant démontré sa signification.

Nous allons voir successivement comment sont constituées les différentes parties du système nerveux, en nous appuyant sur l'embryogenèse et les reconstitutions morphologiques.

Les observations embryologiques nous indiquent que le *cerveau* des Pycnogonides est formé de deux paires de ganglions. Les plus antérieurs sont reliés par une plaque médiane impaire, particulièrement bien nette chez les embryons de *Nymphon*. Cette plaque représente probablement l'archicérébron.

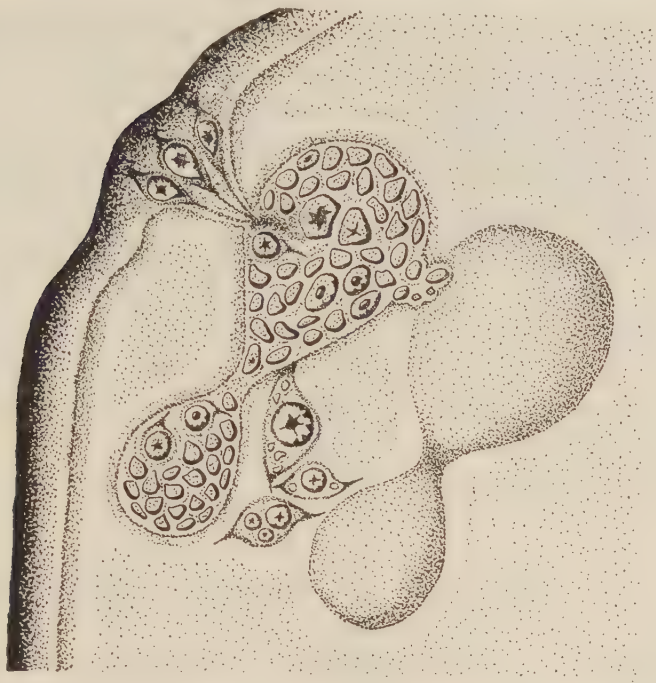


FIG. 21. — *Endeis spinosa*. Début de la formation d'un nerf appendiculaire.

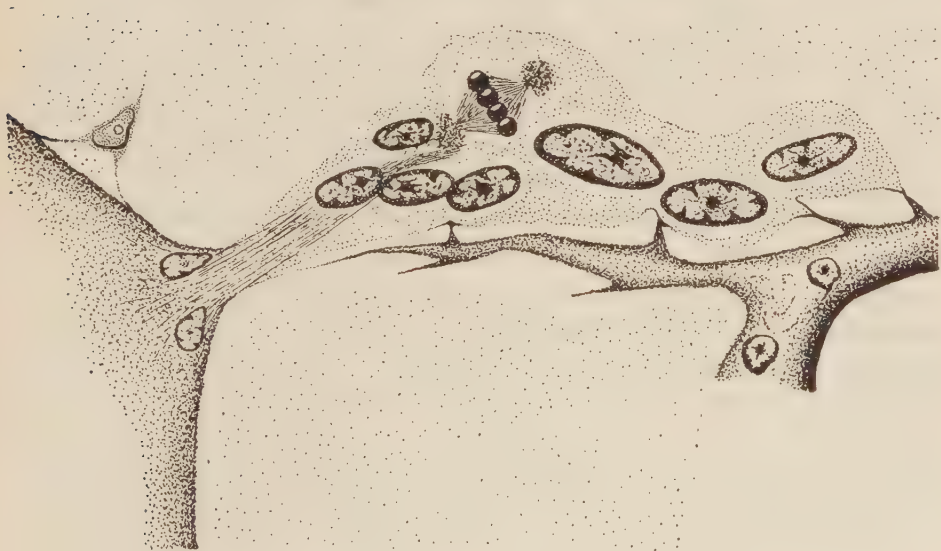


FIG. 22. — *Endeis spinosa*. Formation du nerf. Progression des fibres nerveuses orientée par un manchon cellulaire mesenchymateux en voie d'accroissement.

Deux lobes optiques volumineux viennent ensuite s'intégrer à cet ensemble. De chacun des lobes optiques émerge un gros tronc nerveux qui se ramifie en deux branches se rendant aux yeux.

Du plancher du cerveau, au niveau de la commissure qui unit les ganglions des chélicères, partent les nerfs de l'antimère dorsal de la trompe et ceux des chélicères. Les premiers se soudent dès leur sortie du ganglion en un nerf médian impair, le nerf rostral, qui longe la paroi vasculaire et aboutit à un ganglion frontal. L'origine paire de ce nerf paraît justifier l'opinion établie par WIREN selon laquelle l'antimère dorsal de la trompe des Pycnogonides est une formation originellement paire. Nous ne saurions affirmer, ni infirmer que le nerf rostral se détache d'un centre indépendant des ganglions chélicériens.

Comme chez les Arachnides une inflexion du cerveau vers l'arrière, amène les ganglions des chélicères en avant des ganglions cérébroïdes.

Le premier ganglion de la masse sous-œsophagienne innerve les antimères ventraux de la trompe et les palpes. Quelquefois lorsque ces derniers appendices disparaissent, le nerf correspondant subsiste et se termine en arborisations sous-hypodermiques. C'est le cas d'*Endeis spinosa*. Mais chez *Callipallene emaciata* et chez *Anoplodactylus* le nerf des palpes a complètement disparu. Par contre les nerfs des ovigères, issus des deuxième ganglions de la masse sous-œsophagienne, existent même en l'absence de ces appendices comme c'est le cas chez la plupart des Pycnogonides femelles. Les nerfs persistent mais la disparition de ces appendices larvaires entraîne, par contre, une certaine réduction de la masse sous-œsophagienne.

Quatre masses ganglionnaires reliées par des connectifs plus ou moins courts, prolongent la partie antérieure du système nerveux en une chaîne ventrale qui innerve les quatre segments du tronc, ainsi que les appendices locomoteurs correspondants. La chaîne est terminée par un ganglion impair généralement atrophié, plus rarement par un ensemble de ganglions très ramassés. Lorsqu'il existe plusieurs ganglions surnuméraires, seule la dernière paire émet deux nerfs qui se dirigent vers l'abdomen. Chez un individu juvénile de l'espèce *Endeis spinosa*, la chaîne ventrale est terminée par trois ganglions de taille réduite disposés l'un à la suite de l'autre. Le deuxième ganglion de cette série donne les nerfs abdominaux. Nous pensons qu'il faut voir dans le premier ganglion de cet ensemble une réminiscence de la chaîne nerveuse des

Arthropodes primitifs et dans le ganglion terminal, le vestige de segments abdominaux disparus.

Mais la constitution typique de la chaîne nerveuse et de la région céphalique des Pycnogonides varie d'un genre à l'autre, ce qui explique partiellement l'évolution phylétique à l'intérieur du groupe.

En effet, à partir du *Nymphon gracile* que nous considérons comme le type le plus représentatif des Pycnogonides (fig. 23), le système ner-

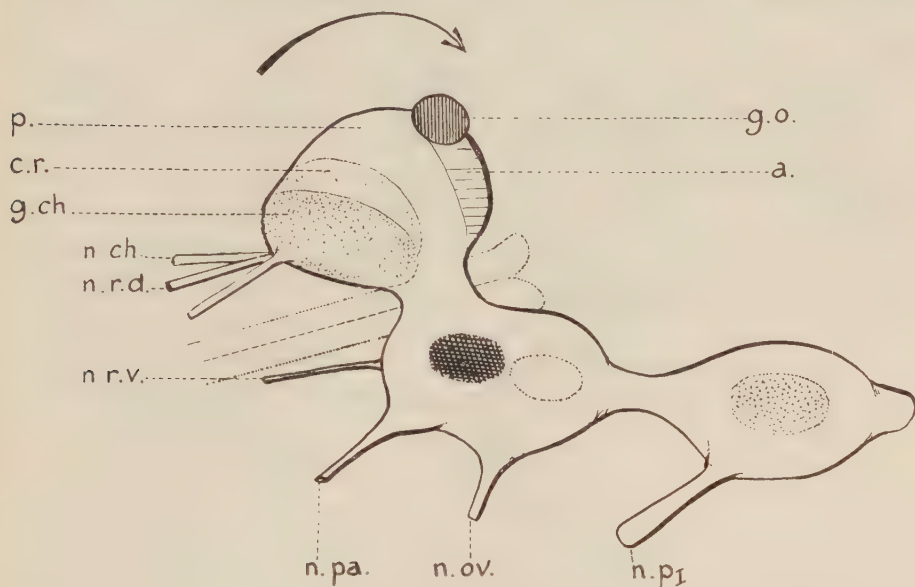


FIG. 23. — *Nymphon gracile*. Cerveau et masse sous-œsophagienne, avec délimitation approximative des différents territoires nerveux. *a* : archicérébron ; *g.o.* : ganglion optique ; *p.* : protocérébron ; *c.r.* : centre rostral ; *g.ch.* : ganglion chélicérien ; *n.a.d.* : nerf antimère dorsal ; *n.a.v.* : nerf antimère ventral de la trompe ; *pa.* : palpe ; *ov.* : ovigère ; *p I* : première patte thoracique.

veux évolue vers la condensation ganglionnaire d'une part, et vers la céphalisation en même temps que la régression des ganglions qui innervent les palpes d'autre part, nous entendons par céphalisation l'intégration progressive des neuromères dans le cerveau.

Chez les *Nymphonidae*, les *Chilophoxidae*, les connectifs sont longs, les ganglions bien détachés. La commissure péri-œsophagienne forme un collier net. Les ganglions des chélicères font saillie à la face antérieure des ganglions cérébroïdes, leur commissure remonte et s'intègre dans le cerveau.

Chez les *Ammonotheidae*, les *Phoxichilidae*, les connectifs interganglion-

naires disparaissent presque totalement, les ganglions sont juxtaposés ou même coalescents. Chez *Anoplodactylus angulatus* les deux premières paires de ganglions de la chaîne ventrale ont presque totalement fusionné avec la masse sous-œsophagienne.

HENRY (1953) a signalé chez *Anoplodactylus erectus* Cole la condensation ganglionnaire au niveau de la masse sous-œsophagienne et de la première paire de ganglions qui ont complètement fusionné. Nous avons fait des observations identiques chez *Anoplodactylus exigus*.

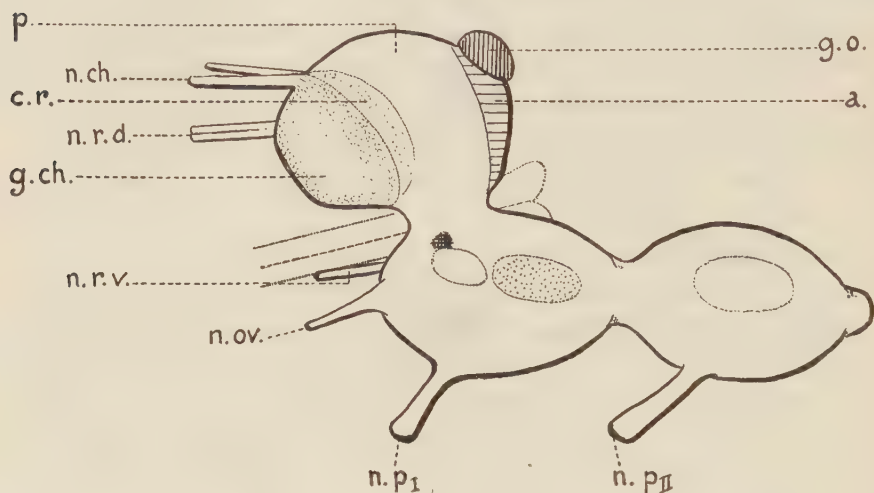


FIG. 24. — *Anoplodactylus exigus*. Cerveau et masse sous-œsophagienne. On note ici une nette tendance à la céphalisation des palpes (*pa.*) et des ovigères (*ov.*).

D'autre part, la régression du premier ganglion de la masse sous-œsophagienne et la tendance qu'il montre à la céphalisation, sont beaucoup plus importantes chez *Anoplodactylus* (fig. 24).

Chez les jeunes, ce ganglion et la glande qui le surmonte sont nettement parastomodéaux, position qu'occupent habituellement les ganglions chélicériens.

LE SYSTÈME NERVEUX SUPERFICIEL.

Les nerfs.

Chaque ganglion de la chaîne ventrale donne naissance à un tronc nerveux qui se dirige vers un appendice locomoteur. Ce nerf se divise

très tôt en deux rameaux qui parcourent la patte, l'un ventralement, l'autre dorsalement. Un troisième nerf, dont le point de départ varie avec les espèces, innerve chaque segment du tronc. Chez *Endeis*, cette ramification se détache des connectifs interganglionnaires comme c'est le cas chez *Colossendeis* sp. d'après GORDON. Chez *Callipallene* les trois nerfs se séparent au même niveau. Soulignons que chez les Mérosto-macées on peut observer une organisation analogue avec un nerf tégumentaire et un nerf appendiculaire.

Chacun des nerfs donne sur son parcours des ramifications secondaires qui se divisent à leur tour plusieurs fois et s'épanouissent en arborisations nombreuses. Les ramifications terminales sont en connexion soit avec les bourgeons sensoriels situés à la base de chaque épine, soit avec les fibres musculaires ou le tube digestif, soit enfin avec l'hypoderme.

Le système nerveux superficiel formé par les nombreuses arborisations terminant les nerfs, est extrêmement riche. Il est doublé, la plupart du temps, d'un tissu mésenchymateux doué de qualités particulières, comme nous le verrons dans un prochain chapitre.

Les formations tégumentaires sont nombreuses et variées. Les plus importantes sont les épines dont la disposition à la surface du corps caractérise l'espèce et pour chaque espèce, l'âge.

Toutes les épines sont des organes tactiles bien que fortement rigides ; GOSSELS (1935) a décrit les cellules sensorielles que l'on trouve à la base des épines. Nous avons étudié plus particulièrement les synapses au niveau de l'hypoderme d'individus juvéniles appartenant aux deux espèces *Nymphon gracile* et *Endeis spinosa*, la transparence de leur revêtement chitineux se prêtant bien à la coloration post-vitale au bleu de Méthylène et aux imprégnations argentiques in-toto.

Chez *Nymphon*, à la base de l'épine se pressent un certain nombre de cellules sensorielles, le nombre variant avec l'importance de l'épine. La plupart d'entre elles sont unipolaires ; leurs prolongements convergent et s'unissent en un filet nerveux qui pénètre dans l'épine en s'insérant entre deux cellules bipolaires qui assurent la liaison avec la ramification nerveuse.

Chez *Endeis* toutes les cellules du bourgeon sont bipolaires. Les extrémités sensorielles pénètrent à la base de l'épine, les prolongements nerveux qui partent du pôle opposé convergent et s'unissent aussi en un filet unique (fig. 25). Certaines ramifications de second ordre courent sous l'épiderme et envoient des filets nerveux terminaux au niveau de

chacune des cavités de l'hypoderme, et dans les canalicules creusés dans la chitine.

L'innervation des fibres musculaires est plus difficile à saisir. Au niveau de chaque articulation qui porte des muscles, le rameau nerveux s'étale largement et s'épanouit en un éventail de fibres très nombreuses. Là encore, le tissu nerveux est doublé d'un système endothélial. Finalement une ramification terminale pénètre dans le sarcolemme de la fibre musculaire, en s'étalant en une plage cytoplasmique granuleuse.



FIG. 25. — *Endeis spinosa*. Innervation d'une épine.
On remarque le bouquet de cellules sensorielles situé à la base de l'organe tactile.

LE SYSTÈME SYMPATHIQUE.

Il est représenté par un complexe de nerfs ganglionnaires qui entourent le pharynx et l'œsophage d'un manchon nerveux. Chaque antimère de la trompe possède un nerf ganglionnaire qui double intérieurement le nerf provenant du système nerveux central. Le couple des deux nerfs se raccorde au niveau d'un ganglion antérieur — le plus volumineux — situé à proximité de la bouche. Seul ce ganglion frontal est bien développé chez la larve protonymphon.

Les nerfs ganglionnaires se terminent postérieurement tout à fait à la base de l'œsophage, en un bourrelet qu'il est difficile, même sur coupes histologiques, de distinguer de la paroi ectodermique.

De minces filets nerveux relient entre eux les ganglions symétriques de chacun des nerfs, enfermant le pharynx dans un revêtement de fibres nerveuses parallèles-transverses.

En dehors de ces nerfs sympathiques, nous n'avons pas observé de chaîne latérale.

DISCUSSION.

La reconstitution de la région céphalique des Pycnogonides n'est pas chose aisée.

La théorie classique qui se dégage des données de HANSTRÖM (en particulier) considère que le cerveau est constitué par les ganglions cérébroïdes et optiques, correspondant au protocérébron d'origine acronale, et les ganglions chélicériens devenus secondairement préoraux. Ces derniers représentent le tritocérébron. HANSTRÖM nie l'existence des ganglions rostraux découverts par WIREN chez *Nymphon gracile*.

Que faut-il penser de l'hypothèse de WIREN ? D'après le Professeur DENIS, des centres rostraux existent nécessairement, reliés aux territoires des antinères dorsaux de la trompe. Ils sont probablement intimement soudés aux autres ganglions cérébraux.

A la lumière des récentes observations faites par LEGENDRE (1956) sur des embryons d'Aranéides, cette interprétation paraît la plus vraisemblable. LEGENDRE a découvert, au cours de la formation du pont stomodéal, l'apparition extrêmement fugace du neuromère rostral. Si ce neuromère n'apparaît pas nettement en aucun moment de l'ontogenèse des Pycnogonides, nous ne devons pas en être étonnés. La région céphalique se trouve particulièrement comprimée par la progression vers la région antérieure, des neuromères chélicériens.

Dans ces conditions, le neuromère chélicérien ne correspond plus au tritocérébron comme l'enseigne la théorie classique, mais au neuromère mandibulaire. Cette opinion est également admise par LEGENDRE chez les Aranéides.

WIREN prétend aussi que les nerfs qui se rendent aux antinères ventraux de la trompe sont émis par un centre indépendant des ganglions palpaire. Mais si la genèse du cerveau est confuse et ne permet pas de

discerner les différentes parties qui sont à l'origine de la formation de cet organe, par contre les ébauches des neuromères suivants sont parfaitement nettes. Il n'y a pas de centre distinct qui innerve les antimères ventraux. Ces processus appartiennent originellement au segment des palpes ; ils représentent vraisemblablement, selon l'hypothèse du Professeur J. R. DENIS (inédit), les gnathocoxes de ces appendices. Les pédipalpes de la plupart des Arachnides possèdent des expansions analogues.

Ces données nouvelles, si elles se confirment, jointes aux données embryologiques, élucideront le problème que pose l'interprétation de la trompe des Pycnogonides, si longuement controversée.

LOMAN, et plusieurs auteurs avec lui, attribue à cet organe une origine « sui generis ». Les mouvements de succion ont entraîné l'élongation de cette partie de l'organisme. En réalité la morphogenèse révèle la complexité de la structure de cet organe.

WIREN, nous l'avons vu, en fait un complexe dû à la participation du segment rostral et d'un segment antérieur à celui des palpes. SCHULTZE la compare au rostre des Acariens qu'il fait dériver de la soudure de la gaine des chélicères aux régions basales des palpes.

La morphogenèse de la trompe indique que la partie dorsale est formée d'une pièce bilobée surmontée de deux plaques symétriques, vestiges probables d'un segment disparu.

Des expansions du métamère des palpes encadrent le stomodéum et se superposent ventralement à cette partie dorsale, par la soudure de leurs bords latéraux (Pl. II, fig. 5). La remontée du métamère chélicérien explique le rapprochement des pièces qui appartiennent chez les autres chélicérates, à deux métamères originellement beaucoup plus éloignés l'un de l'autre.

La position préorale des ganglions chélicériens, l'existence d'une trompe, sont autant de caractères très particuliers aux Pycnogonides. Malgré ces particularités, les Pycnogonides n'en demeurent pas moins fortement rattachés aux Arachnides par la constitution parfaitement homologue de la région céphalique.

Nous retrouverons les *ganglions cérébroïdes* reliés par une plaque impaire, probablement archicérébrale, auxquels sont venus se rattacher les ganglions optiques. Cet ensemble a subi un mouvement de rotation l'infléchissant vers l'arrière.

Les *ganglions chélicériens* font saillie à la face antérieure des ganglions

cérébroïdes. Ils compriment les centres rostraux extrêmement réduits, venus se loger dans la région médiane. Chez les Arachnides les centres rostraux participent à la formation du pont stomodéal. Nous n'avons rien vu d'analogue ici, le système sympathique stomatogastrique demeurant extérieur au cerveau.

Le mouvement de progression des régions post-orales vers des régions préorales que subissent les chélicères des Arachnides, au cours de l'ontogénèse, est fixé ici par l'hérédité.

Cependant, pour si loin qu'on pousse la comparaison avec les Arachnides, on est arrêté par le fait que les Pycnogonides possèdent une paire d'appendices prosomatiques supplémentaires : les ovigères. Deux hypothèses peuvent être envisagées.

Les ovigères sont homologues des premiers appendices ambulatoires des Arachnides ; de profondes modifications les ont transformées en appendices sensoriels. La tendance à la céphalisation des premiers appendices post-oraux est beaucoup plus accentuée ici. Nous avons signalé chez *Anoploductylus* la progression des ganglions des palpes de part et d'autre du stomodeum alors qu'ils sont normalement post-oraux chez les autres espèces. Ainsi le *prosoma* des Pycnogonides comprendrait un segment postérieur de plus que celui des Arachnides. Chez certaines Limules le prosoma a accaparé le premier segment abdominal. Un phénomène analogue s'explique aisément si l'on songe que les proarthropodes étaient multisegmentés.

On peut aussi penser que l'un des deux appendices palpe ou ovigère, a disparu chez les Arachnides. Chez l'embryon d'*Ixodus calcaratus* l'on a observé l'apparition, entre la chélicère et le pédipalpe, d'un bourgeon qui témoignerait de la disparition d'un appendice. En fait, il semble qu'il s'agisse de l'ébauche de la gnathocoxe, distincte de l'appendice. Pourtant, on note dans la série des Pycnogonides que nous avons étudiés, une évolution régressive des palpes et de leurs ganglions. Ces appendices et leur nerf ont définitivement disparu chez *Callipallene emaciata*, espèce à notre avis la plus évoluée ; l'ontogénèse ne les révèle même pas. Par contre les ovigères sont beaucoup plus stables. Ils apparaissent généralement au moins chez les mâles.

Si cette hypothèse se confirmait, la formule appendiculaire des Pycnogonides serait ramenée à celle des Arachnides.

De toute manière, la métamérisation du prosoma des Pycnogonides correspond à celle du prosoma des Arachnides. Quant à l'opisthosoma,

il est unisegmenté. Cette tendance se manifeste également chez les Aranéides.

HISTOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX.

Glandes neuro-sécrétrices.

L'existence chez les Pycnogonides, de formations très particulières dénommées « Ventralorgane », a attiré l'attention des embryologistes DOGIEL et MORGAN. Cependant, il n'est venu à l'esprit d'aucun d'eux de les homologuer à des glandes neuro-sécrétrices. A l'heure actuelle où la notion d'éléments neuro-sécréteurs se généralise de plus en plus dans tous les groupes de la série animale, il était logique d'orienter nos recherches dans ce sens.

Ces « organes ventraux » dont on ignorait la fonction, ont été uniquement signalés chez *Nymphon* où ils sont particulièrement apparents. DOGIEL donne la description de ceux des *Nymphon strömi*. D'après cet auteur, chacun de ces organes serait formé par un amas de téloblastes qui, pénétrant dans le ganglion nerveux, permettrait la croissance de celui-ci. MORGAN pense au contraire que les « organes ventraux » sont une invagination de la surface du ganglion. Ni l'un ni l'autre ne leur ont attribué une autre destinée que la fonction nerveuse.

Sur le vivant, les larves de *Nymphon*, où ces glandes sont très apparentes, montrent par transparence, des formations particulières accolées à la face ventrale des ganglions de la chaîne nerveuse. Par la suite, des coupes histologiques nous ont révélé que les larves de chacune des cinq espèces que nous avons étudiées, possèdent des organes semblables, reliés à chacun des ganglions du système nerveux.

Cependant, seuls les stades larvaires montrent des formations ayant une structure de glande. Chez les adultes les cellules neuro-sécrétrices se dispersent dans le ganglion où il devient difficile de les distinguer parmi les diverses catégories cellulaires que nous reconnaissons.

Topographie et structure. — Ces organes sont formés de cellules régulièrement disposées suivant une symétrie radiale plus ou moins parfaite, autour d'une cavité centrale qui est parfois virtuelle. Chacun de ces organes à structure glandulaire est, soit accolé extérieurement à la partie inférieure du ganglion, soit logé à l'intérieur, sous le neurilemme (fig. 26). Une activité mitotique intense les caractérise, comme

elle caractérise les glandes rétro-cérébrales des Insectes. Ils se superposent exactement à la chaîne ganglionnaire, et nous avons autant de glandes disposées en série que de ganglions nettement formés. Les ganglions surnuméraires atrophiés n'en montrent pas.

Le cerveau provenant de la coalescence de deux paires de ganglions, en possède quatre. Les deux antérieurs sont appendus aux ganglions chélicériens, les deux postérieurs sont logés à l'intérieur des ganglions cérébroïdes.

La masse sous-œsophagienne qui résulte de la fusion des ganglions de la troisième et quatrième paire, en a également quatre.



FIG. 26. — *Achelia echinata* Ganglion de la chaîne nerveuse ventrale et sa glande neuro-sécrétrice.

Ontogénèse. — L'origine embryonnaire de ces cellules a été fortement discutée. Bien des arguments nous incitent à penser qu'elles sont issues, comme le pense DOGIEL, de cellules mésodermiques. Les éléments mésodermiques qui demeurent en contiguïté avec l'ectoderme leur donnent naissance. Ces éléments se signalent très tôt par leur taille, plus grande que celle des cellules environnantes, et la présence, au sein du noyau, d'un gros nucléole.

Le bourrelet ectodermique, ébauche du futur ganglion, est entouré par ces cellules. Lorsqu'il s'éloigne de l'ectoderme en s'incurvant par un processus semblable à celui que l'on peut observer lors de la formation des ébauches ganglionnaires des Arachnides, il entraîne les cellules

mésodermiques qui remplissent la cavité générale et se différencient en cellules sécrétrices.

Chez *Nymphon*, ganglions et glandes s'organisent simultanément, et au stade protonymphon ces formations sont déjà apparentes.

Chez les autres espèces, *Achelia echinata* et *Endeis spinosa*, l'apparition des glandes est légèrement postérieure à celle des ganglions contre lesquels elles demeurent longtemps appliquées avant de pénétrer à l'intérieur. La formation consécutive de l'un et l'autre organe et les différences manifestes de leurs caractères cytologiques incitent à supposer une origine embryonnaire différente.

En étudiant respectivement, chez les diverses espèces de Pycnogonides énumérées plus haut, la localisation et la structure de ces glandes, nous avons observé des variations qui confirment la voie évolutive caractéristique du groupe.

Nymphon gracile. — Chez cette espèce les glandes apparaissent tôt, comme nous l'avons déjà vu, à tel point que le protonymphon, à son éclosion, en est déjà pourvu, alors qu'elles sont absentes à ce stade chez les autres espèces.

Les organes neurosécréteurs sont caractéristiques de cette espèce avec leurs noyaux foliacés. Extérieurs aux ganglions, ils sont reliés à ce dernier par un pont cytoplasmique. Leur cavité centrale est virtuelle. Chaque cellule émet un prolongement protoplasmique convergent vers le centre où il s'unit aux autres prolongements, formant ainsi un réseau très ténu. Les fibres baignent dans une substance amorphe parsemée de granulations sécrétées. Ces granulations s'agglomèrent pour constituer des masses irrégulières qui cheminent, soit parmi les cellules nerveuses, soit à la périphérie du neuropile.

Au fur et à mesure que la larve poursuit son développement, les glandes s'atrophient. L'adulte n'en possède plus que deux ayant conservé leur forme initiale, portées par les ganglions chélicériens. Les autres disparaissent totalement.

Achelia echinata. — Chez *Achelia echinata* on note la présence de glandes neuro-sécrétrices au deuxième stade de la vie larvaire seulement. Bien que distinctes, elles sont en partie incluses dans le ganglion. Les cellules pyriformes qui les composent, ont un noyau deux fois plus volumineux et quelquefois plus, que celui des cellules nerveuses. Les grains de chromatine peu nombreux sont disposés en partie à la péri-

phérie du noyau, en partie autour du nucléole. Chaque noyau possède un et souvent deux nucléoles, très fortement colorables alors que ceux des cellules nerveuses se confondent avec les amas de chromatine.

Le cytoplasme cellulaire est dense. Chez *Achelia echinata* la cellule neuro-sécrétrice manifeste une bipolarité plus franche.

Des prolongements épais, portent une succession de granulations nombreuses. Ils convergent vers le centre de la glande qu'occupe une cavité optiquement vide. Les granulations qui coulent le long des prolongements protoplasmiques internes, à certains stades, se rassemblent au centre de la cavité et fusionnent. Les sphérules ainsi formées cheminent dans les espaces intercellulaires. Chez cette espèce un « cordon d'union » pour reprendre le terme de DUBOSCQ (1920) unit, comme chez le Péripate, la glande neuro-sécrétrice au ganglion chélicérien.

Endeis spinosa. — Nous constatons chez cette espèce l'existence de glandes neuro-sécrétrices morphologiquement et cytologiquement identiques aux précédentes ; ce sont des îlots cellulaires fortement accolés à la face antérieure du ganglion, dont la fonction sécrétrice se manifeste par la présence de sphérules de sécrétion. Les cellules fusiformes sont disposées radialement autour d'une cavité centrale beaucoup plus importante que celle qu'on pouvait observer chez *Achelia echinata*.

Le nombre et la disposition des glandes sont également identiques. Mais, alors qu'elles étaient extérieures aux ganglions chez *Nymphon gracile*, on notait déjà chez *Achelia echinata* leur pénétration à l'intérieur du ganglion sous le neurilemme. Chez *Endeis spinosa* elles sont incluses dans le ganglion. Leurs limites sont moins distinctes. Cependant leurs caractères cytologiques particuliers, les nombreuses mitoses et la présence d'une cavité interne permet de les localiser avec exactitude.

Anoplodactylus angulatus. — Chez cette espèce également, des coupes histologiques révèlent la présence, au sein du ganglion, de très grosses cellules entourant une cavité où la coloration à l'hématoxyline chromique de Gomori met en évidence des traînées de sécrétion. Ces cellules sont moins régulièrement disposées et pénètrent profondément dans le ganglion, le cytoplasme des cellules s'étire en prolongements qui convergent vers la cavité à contours irréguliers en bordure de laquelle on voit perler des grains de sécrétion. Ces grains s'agglomèrent pour constituer des traînées.

A un stade plus avancé, la glande est réduite à une assise cellulaire qu'entoure une cavité également réduite. Les cellules finissent par se disperser au sein du ganglion.

Callipallene emaciata. — Les glandes neuro-sécrétrices des *Callipallene* revêtent le même aspect et présentent les mêmes caractéristiques que celles des espèces déjà citées. Elles possèdent une cavité centrale importante et font preuve d'une activité mitotique intense. Les noyaux cellulaires très clairs sont ponctués de rares granulations chromatiques. Le nucléole est, là encore, très gros par rapport aux nucléoles des noyaux des cellules nerveuses. Le protoplasme dense est sillonné de fibres qui convergent vers la cavité centrale.

La formation des glandes et celle du ganglion sont simultanées. Aussi elles sont d'emblée incluses dans le ganglion et perdent toute individualité. D'autre part elles sont situées à la partie supérieure du ganglion et non plus à la partie inférieure comme chez les autres espèces. Mais très tôt la glande est désorganisée et les cellules deviennent éparses dans le ganglion.

La nature glandulaire de ces organes ne fait aucun doute. Ils revêtent la structure d'un acinus limité par une assise cellulaire entourant la cavité centrale qui reçoit la sécrétion. La poche communique avec le ganglion par un pont protoplasmique ou par une ouverture béante. Elle s'ouvre également dans la cavité générale par un orifice tendu d'une fine membrane.

L'hématoxyline chromique de Gomori met en évidence la sécrétion de coloration bleu-noir caractéristique. Cependant la coloration biacide de Mann indique qu'il existe deux sortes de sécrétion, l'une centripète, l'autre centrifuge.

Les modifications subies par ces glandes et les variations dans l'activité sécrétoire en phase d'intermue, tendant à montrer que leur fonction est au moins en partie liée au phénomène de la mue.

CONCLUSIONS.

Ces formations se retrouvent identiques dans toutes les espèces considérées, c'est-à-dire chez *Nymphon gracile*, *Achelua echinata*, *Endeis spinosa*, *Anoplodactylus angulatus* et *Callipallene emaciata*, confirmant la parfaite homogénéité du groupe.

Cependant, les variabilités que présentent ces organes, dans la série des espèces étudiées, montrent que l'évolution ontogénétique qui les conduit à pénétrer au sein du ganglion et à se mêler aux neurones, rappelle exactement le processus phylogénétique.

Cette première constatation nous entraîne à formuler des rapprochements avec les faits observés chez les Arachnides et les Périplates.

Nous avons été frappés de l'étonnante ressemblance entre les « organes infracérébraux » (BOUVIER, 1905) des Périplates, décrits par DUBOSCQ (1920) avec beaucoup de précision, et les « organes ventraux » des Pycnogonides. Du point de vue anatomique et histologique ils sont rigoureusement analogues, comme nous l'avons déjà souligné.

DUBOSCQ mentionne également que les « organes ventraux » du cerveau évoluent plus lentement que les organes « ventraux médullaires », constatation que nous avons faite en particulier chez *Nymphon gracile*. En ce qui concerne leur rôle physiologique, cet auteur demeure très circonspect : ces éléments donnent-ils des cellules nerveuses ou négrogliales ? L'éventualité d'une fonction glandulaire paraît écartée. L'auteur n'est pas formel. Forcément, puisque BALFOUR (1883) mentionne que la cavité est remplie d'un corps ovale très réfringent, ce qui implique la production d'une sécrétion.

Un rapprochement est également à faire avec les éléments neuro-sécréteurs décrits en même temps par GABE (1954) et LEGENDRE (1954) chez les Arachnides. LEGENDRE a insisté sur la disposition métamérique de ces îlots cellulaires, disposition qui est on ne peut plus nette chez les Pycnogonides. Sans chercher à retrouver une filiation directe, la comparaison s'impose.

Histologie des ganglions de l'adulte.

Étant donné l'importance des glandes neurosécrétrices chez les larves nous avons été amenés à chercher quelle était leur destinée chez l'adulte. Il ne nous a pas été possible d'étudier leur évolution ultérieure : cependant il est évident que les ganglions montrent plusieurs catégories cellulaires, inexistantes chez les larves.

Le cortex est généralement mince, et constitué par une couche de neurones périphériques, qui s'enfoncent comme un coin, entre les deux ganglions symétriques.

Chez *Endeis spinosa*, une coloration post-vitale au bleu de méthyl-

lène met en évidence des cellules nerveuses de petite taille, la majeure partie étant localisée à la base du ganglion, dont le noyau est clair : le cytoplasme est ponctué de nombreuses granulations de taille différente, qui sont fortement colorées. La coloration post-vitale révèle la

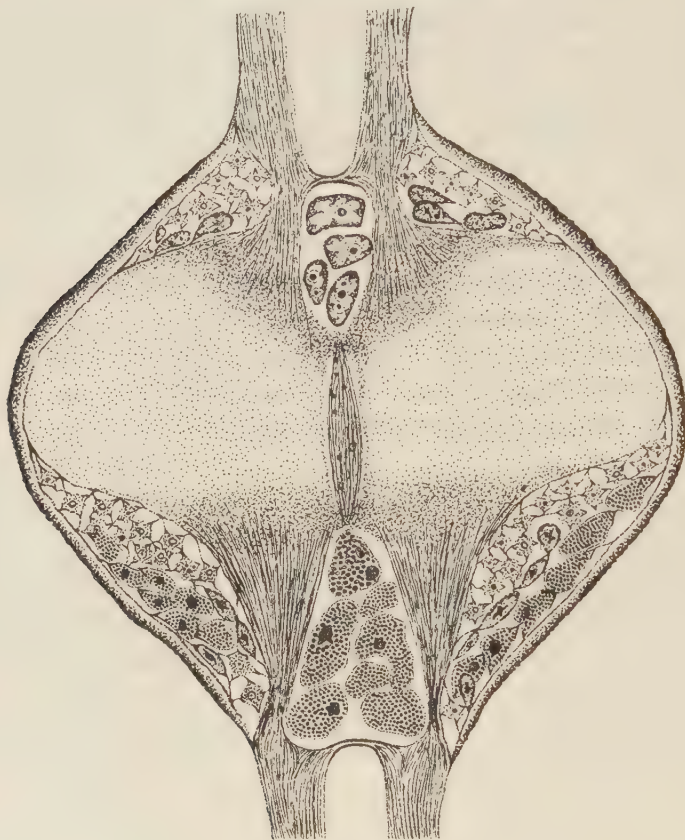


FIG. 27. — *Endeis spinosa*. Ganglion nerveux montrant, après coloration au bleu de méthylène, plusieurs catégories cellulaires.

présence d'un nucléole. Après fixation, les colorants acidophiles sont retenus d'une manière uniforme par tout le noyau riche en matériel chromatique.

La calotte supérieure, et plus particulièrement la région qui sépare les deux ganglions symétriques, sont composées de grosses cellules dont le protoplasme est bourré de granulations brun-jaunâtre, réfringentes (c'est ainsi qu'elles apparaissent sur le vivant) derrière lesquelles le noyau

est dissimulé. A côté de ces granulations l'on trouve des masses brunes plus volumineuses (fig. 27). Cette structure n'est pas rigoureusement conservée par les fixations alcooliques. Cependant le trichrome de Masson et l'hématoxyline Prenant-Chatton, nous donnent des images comparables. On distingue au moins deux catégories cellulaires, plus parfaitement distinctes chez un individu juvénile : les neurones et des cellules ayant une fonction glandulaire caractérisée. Les neurones sont petits. Leurs noyaux sont très chromatiques, les nucléoles peu apparents. Ils sont rassemblés contre le neuropile.

A la périphérie du cortex et dans la région interganglionnaire on rencontre de volumineuses cellules polygonales. Leurs noyaux clairs et sphériques pour la plupart, possèdent un très gros nucléole vacuolisé. Leur protoplasme est en partie occupé par une vacuole de grande taille où s'accumulent les grains de sécrétion. Dans les espaces intercellulaires et en bordure du neuropile, il est fréquent de trouver des masses sphéruleuses de sécrétion retenant le vert lumière.

Entre ces deux catégories cellulaires, le ganglion est envahi par des cellules étoilées poussant des prolongements qui s'anastomosent. Leurs caractères nucléaires diffèrent peu des précédents noyaux sphériques contenant peu de chromatine et un nucléole volumineux. Après fixation au Bouin les espaces intercellulaires ou inter-trabéculaires paraissent vides. Le fixateur Champy-Coujard maintient leur contenu *in situ*, qui fixe l'acide osmique. Il s'agit probablement de substances lipidiques qu'accompagnent des pigments vraisemblablement mélaniques.

Nous ne saurions préciser s'il y a une filiation directe entre les éléments neuro-sécréteurs des stades larvaires et les cellules polygonales.

HANSTRÖM a décrit la transformation progressive de neurones en cellules sécrétrices. Telles que ces cellules se présentent chez les Pycnogonides, surtout chez les individus juvéniles, cette hypothèse est assez peu vraisemblable dans ce cas particulier.

D'autre part ce même auteur, et avec lui CLARK (1956) et LEGENDRE, constatent l'existence de plusieurs catégories de cellules neuro-sécrétrices.

Quoi qu'il en soit, on distingue dans tous les ganglions nerveux des Pycnogonides, à côté de cellules typiquement nerveuses, des cellules dont la fonction sécrétoire n'est pas douteuse.

FORMATION ET ÉVOLUTION DE L'ENDODERME.

Formation de l'endoderme.

Au cours de l'embryogenèse des Pycnogonides, nous avons déjà vu se dégager du syncytium vitellin deux catégories cellulaires : des cellules amiboïdes et des « noyaux vitellins » auxquels les auteurs attribuent le seul rôle d'assimiler le vitellus. En effet, ces noyaux triangulaires ou polygonaux sont appliqués contre les amas de vitellus. Les colorants acidophiles mettent en évidence une fine lame cytoplasmique qui enserre les masses de vitellus. Les modifications qui surviennent alors au sein de la substance vitelline, apparition de vacuoles et de pigments, révèlent une activité métabolique qui désigne ces cellules comme les futures cellules digestives. DOGIEL leur reconnaît cette fonction mais il ne leur accorde pas la destinée de cellules mésentériques, qu'il attribue aux cellules amiboïdes.

Pourtant si nous suivons pas à pas la progression du développement de l'embryon de *Nymphon gracile*, nous voyons ces noyaux, comprimés au sein de la masse vitelline, entamer la substance nutritive et entourer chaque amas d'un liseré acidophile.

Les cellules vitellines ne sont pas nécessairement localisées à la périphérie. Certaines demeurent au centre ; ces différentes plages cellulaires, d'abord isolées, finissent par se relier entre elles. La lumière intestinale apparaît lorsque le vitellus est résorbé.

L'origine paucicellulaire de l'endoderme n'a d'analogue que celle observée chez les Arachnides, et elle est telle que MORGAN l'a décrite.

Le *tube digestif* de la larve protonymphon se compose d'un sac clos, l'intestin, dans lequel débouche le stomodéum ectodermique. Le stomodéum se différencie par la suite en deux parties distinctes : le pharynx épineux et l'œsophage. La bouche qui s'ouvre à sa partie antérieure est bordée par trois lèvres qui portent des soies nombreuses probablement sensorielles. A leur niveau le ganglion frontal du système sympathique envoie deux ramifications nerveuses.

Le pharynx est doublé intérieurement d'un revêtement chitineux sur lequel sont insérées des épines rigides ou des soies. D'autre part des muscles transverses, puissants, par le jeu de mouvements alternés de contraction et de détente, augmentent et diminuent le diamètre interne de la cavité pharyngienne, produisant un effet de succion. Le rôle du

pharynx ne se borne pas seulement à la succion et à la trituration des aliments. La paroi est richement innervée par les filets nerveux distribués par le nerf ganglionnaire. Ces filets aboutissent à des bourgeons gustatifs disposés en bordure du pharynx.

L'œsophage long et étroit conduit les aliments dans l'intestin. Au début de la vie larvaire, l'intestin apparaît comme un sac clos limité par un épithélium unistratifié de cellules amiboïdes. On y distingue deux catégories de cellules :

des cellules digestives dont le cytoplasme est bourré d'enclaves de toutes sortes : substances nutritives, et déchets généralement sous forme de pigments ; les noyaux demeurent volumineux, quelquefois multinucléolés, et toujours situés à la base de la cellule ;

beaucoup moins nombreuses que ces dernières, on observe des cellules sécrétrices qui revêtent un aspect très caractéristique. Leur noyau sphérique contient un magnifique nucléole, signe d'une activité intense. Le cytoplasme très dense, fortement acidophile, est strié de fibrilles soit concentriques au noyau en bulbe d'oignon, soit rectilignes et parallèles.

A ce stade l'intestin n'est pas encore revêtu extérieurement par un endothélium. Le mésenchyme étend sa trame entre les deux feuillets primordiaux avec lesquels il demeure en continuité. Et le même mouvement péristaltique, provoqué par les fibres élastiques que nous avons décrites, qui entraîne le mésenchyme, semble entraîner le tube digestif.

Lorsque le mésenchyme se désagrège il se forme une lame épithéliale qui entoure l'intestin. Cette lame contient les fibres contractiles qui assureront désormais les contractions de l'intestin. L'on observe également au niveau des deuxième et troisième coxa, des étranglements du cœcum digestif qui jouent à la manière de sphincters.

De part en part des ramifications nerveuses innervent le tube digestif.

Au fur et à mesure que se forment les différents appendices, l'intestin se ramifie et envoie un diverticule dans chacun d'eux. La croissance s'effectue par poussée cellulaire endo-mésodermique au niveau des extrémités des cœcums digestifs. Cependant, à la phase d'intermue, on note quelques rares mitoses au sein même de l'épithélium digestif.

Vers la fin de la vie larvaire, se forme le proctodéum d'origine également ectodermique. L'intestin se termine dans l'ampoule rectale par un sphincter.

Morphologiquement le tube digestif des Pycnogonides a une structure d'un type archaïque caractérisé par des cœcums nombreux. C'est

d'ailleurs sur ce type qu'est également calquée la morphologie du tube digestif des Arachnides.

D'autre part, chez les Pycnogonides, comme chez les Arachnides, la digestion est intracellulaire. La paroi digestive est alternativement mince et gonflée de substance nutritive. Les Pycnogonides se nourrissent d'animaux dont les téguments sont mous tels que polypes de Coelentérés, Polychètes, qu'ils maintiennent à l'aide de leurs puissantes chélicères. Ceux qui n'ont pas de chélicères broutent les animaux fixés. Ainsi on rencontre les *Ammotheidae* agrippés aux éponges et aux colonies rampantes de Bryozoaires. Ils aspirent leurs aliments avec leur trompe et les substances absorbées sont finement tamisées au niveau du pharynx. Le bol alimentaire est roulé dans l'œsophage et lorsqu'il pénètre dans l'intestin il a la forme d'une boule.

La cellule digestive décompose les substances ingérées, en éléments protidiques, lipidiques. En effet, les techniques de coloration ont mis en évidence, dans des vacuoles protoplasmiques, des sphérules qui retiennent différemment les colorants. Des pigments dont la nature chimique varie avec l'espèce, colorent naturellement la cellule.

Les glandes digestives.

La digestion est assurée par l'intestin seul puisque l'on constate l'absence de glandes annexes hépatopancréatiques.

Cependant les larves possèdent des glandes mésodermiques situées à la base de la trompe que nous appellerons par analogie les *glandes salivaires*, dont la fonction digestive nous paraît évidente.

Chez *Nymphon gracile* et *Endeis spinosa* ces glandes se remarquent peu. Chez *Achelica echinata* elles sont beaucoup plus nombreuses, importantes. Il existe une glande pour chaque antimère de la trompe, qui s'étend depuis la base jusqu'à la bouche où elle s'ouvre. Chaque glande est une grappe de cellules pyriformes dont les longs prolongements protoplasmiques se réunissent en faisceau jouant le rôle de canal excréteur. Les cellules glandulaires sont volumineuses : le noyau clair est presque totalement occupé par le nucléole ; le protoplasme est dense et homogène.

Chez *Anoplodactylus angulatus* ces glandes sont tellement volumineuses qu'elles occupent la trompe et la partie antérieure du corps, autour du système nerveux. Leur cytoplasme très fortement colorable,

loge de nombreuses vacuoles optiquement vides. Leur nucléole, souvent éclaté, témoigne de l'intensité de l'activité sécrétrice. Chez cette espèce l'importance des glandes salivaires est, pensons-nous, en rapport avec la vie parasitaire menée par la larve.

Les glandes « salivaires » sont beaucoup moins évidentes chez l'adulte. Mais des glandes salivaires variées existent chez les Arachnides.

Excrétion.

L'absence de coelome, et nous pensons qu'il s'agit probablement d'une régression complète de cette formation, entraîne l'absence d'organes excréteurs qui prennent naissance généralement à partir d'expansions des cavités coelomiques.

Chez les larves, l'élimination des déchets ne peut pas être assurée par le proctodéum qui ne s'ouvre qu'à la fin du développement larvaire. Une cellule excrétrice typique, un néphrocyte, existe à la base de chaque chélicère du protonymphon. Mais pendant la durée de la vie larvaire l'excrétion se fait très probablement par l'intermédiaire des téguments. En effet, nous avons observé à maintes reprises des phagocytes de l'hémolymphe transportant des masses de substances étrangères à la cellule. Nous en avons conclu que ces substances étaient les déchets du métabolisme. Ils sont déposés dans les vacuoles de l'hypoderme. Peu avant la mue l'hypoderme d'une larve d'*Achelua* s'est montré littéralement bourré de ces produits. Après la mue il en est complètement débarrassé.

Comme la larve, l'adulte est dépourvu d'appareil excréteur, même rudimentaire. L'absence de néphridie, de tubes de Malpighi laisse penser que certains éléments du catabolisme sont évacués par le tube digestif avec les déchets de la digestion. Mais la majeure partie de l'élimination des produits d'excrétion se fait vraisemblablement par l'épiderme, tout comme chez certains Crustacés, chez *Carcinus maenas* par exemple où nous l'avons observée.

En effet, nous distinguerons en étudiant le mésenchyme, des athrophagocytes à polarité excrétrice qui véhiculent les substances à éliminer du tube digestif à l'hypoderme.

ÉVOLUTION DU MÉSENCHYME.

Nous avons vu que le mésenchyme qui comble la cavité générale de la larve ne donne en aucun moment du développement, une cavité

cœlomique même virtuelle. Il se peut évidemment que son apparition soit si fugace qu'elle ait échappé à notre observation. Cependant l'absence de formations dérivant généralement du cœlome : gonoductes et appareils excréteurs, nous incite à soutenir l'opinion partagée par DOGIEL, de sa régression complète. Cela ne peut nous étonner puisque le cœlome est déjà extrêmement réduit chez les *Limules*. Les éléments du mésenchyme se différencient progressivement et donnent les différents organes et appareils spécialisés qui se substitueront à ce tissu embryonnaire. Il ne restera en place qu'un système endothélial doué de propriétés particulières.

Cœur et Hémolymph.

Dès le début de la vie embryonnaire des *Pycnogonides*, nous avons signalé l'apparition d'amibocytes parmi les éléments vitellins. Leurs caractères cytologiques les désignaient comme les cellules souches des amibocytes du sang. Par contre les granulocytes se différencient tardivement au cours de la vie larvaire.

Les cellules amiboïdes se joignent aux autres éléments du mésenchyme pour constituer un réseau mobile qui occupe la cavité générale entre le tube digestif et l'hypoderme. Ce réseau est nettement mis en évidence par des colorations vitales telles que le bleu crésyl ; le trichromique de Masson et le bleu de toluidine révèlent, sur coupes histologiques, la présence de courtes fibres élastiques intercalées entre les mailles du réseau.

Par leur pouvoir de contractilité, les fibres élastiques confèrent à ce tissu larvaire une mobilité qui rappelle les mouvements rythmés du cœur. Elles revêtent le tube digestif extérieurement, et il semble que leur contraction entraîne à la fois le tissu réticulé et la paroi intestinale.

Ce tissu embryonnaire quoique peu différencié, manifeste des propriétés physiologiques multiples. Il est riche de potentialités évolutives comme nous le verrons. Mais, pendant les premiers stades de la vie larvaire, il joue aussi le rôle qui est généralement dévolu à l'appareil circulatoire, en impulsant la circulation du liquide interstitiel.

L'hémolymph.

L'appareil circulatoire des *Pycnogonides* n'est pas un système clos, aussi ne peut-on employer pour désigner l'ensemble des globules circu-

lant et le liquide qui les tient en suspension, le terme de tissu sanguin mais plutôt d'hémolymphe.

Dès le premier stade larvaire, dans la trame du réseau mésenchymateux, se distinguent un certain nombre de catégories cellulaires. La première, dont la différenciation a lieu, comme nous l'avons vu, au début de la vie embryonnaire, donne des leucocytes hyalins très caractéristiques, après fixation, par leur lame hyaloplasmatique et leur noyau pycnotique aux contours irréguliers. Ils se divisent par mitose, tout au moins certains d'entre eux, peut-être même seulement à un

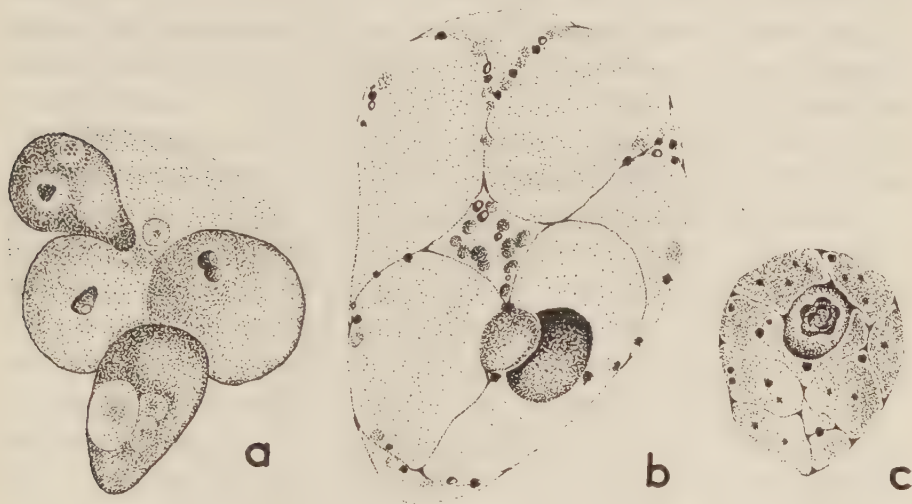


FIG. 28. — *Endeis spinosa*. Cellules du sang :
a : leucocyte à l'état jeune ; b. : leucocyte plus âgé ; c. : granulocyte.

certain stade de leur vie évolutive ; car, en réalité, les mitoses sont rares au sein de ce tissu. En fin d'évolution leur noyau lobé se fragmente et la cellule prend alors véritablement l'aspect d'un polynucléaire.

Le moment de l'apparition des granulocytes est plus difficile à déterminer. Ils se signalent à l'observation par leurs caractères distinctifs, chez les larves plus âgées. Peut-être faut-il voir dans les cellules granuleuses du protonymphon la souche des granulocytes.

Chez l'adulte, l'hémolymphe est un liquide clair à l'état frais qui porte de nombreux globules en suspension. Ces globules sont visibles par transparence. Il existe effectivement comme cela a déjà été dit, deux catégories de cellules sanguines (fig. 28).

Des cellules dont le protoplasme, bourré de granulations réfringentes émettent, lorsqu'elles sont soumises à de mauvaises conditions de vie des pseudopodes grêles et longs, quelquefois extrêmement nombreux. Les colorants vitaux comme le bleu crésyl brillant n'y colorent que une à deux sphérules. Et des amibocytes à noyau central à partir duquel le protoplasme s'étale en pseudopodes lobés. Ces dernières cellules, de beaucoup les plus nombreuses, sont fortement colorables par les colorants vitaux. Ces amibocytes se déplacent par mouvements ondulants hélicoïdaux.

Sur frottis, après coloration par le bleu crésyl et le soudan III, ils apparaissent comme de grosses cellules vésiculeuses faites d'un agglomérat de grosses sphérules plus ou moins vacuolisées, groupées autour du noyau. A côté d'eux, les leucocytes granuleux de taille réduite, offrent un protoplasme parsemé de fines et nombreuses granulations non colorées, par contre le bleu crésyl y colore deux ou trois gros granules.

Le rôle de l'hémolymphe est multiple :

En tant que tissu sanguin elle intervient dans l'hématose qui s'effectue probablement à travers les téguments. En effet, il existe de nombreux orifices percés dans la chitine et fermés seulement par une lame épithéliale extrêmement mince qui constitue à cet endroit l'hypoderme.

Les cellules et le liquide interstitiel qui les baigne assurent également une liaison fonctionnelle, à défaut d'organes spécialisés (glandes annexes de la digestion, glandes endocrines) entre les différents appareils, et à ce titre participent au métabolisme en général.

D'autre part, l'origine mésenchymateuse des cellules de l'hémolymphe, plus particulièrement des granulocytes différenciés tardivement, leur confère semble-t-il, à côté de leur rôle dans le métabolisme général de l'organisme, un rôle particulier que révèle comme nous le verrons, l'athrophagocytose.

Le cœur.

Cet organe n'apparaît qu'à un stade assez avancé de l'embryogenèse, lorsque la larve a acquis trois paires de pattes locomotrices. Jusqu'à ce stade, le mésenchyme qui remplissait la cavité générale tenait lieu comme nous l'avons vu, d'organe propulseur du liquide intérieur. Très progressivement, tandis que les cellules du mésenchyme se détachent du réseau, donnant les différentes catégories de cellules mobiles

de l'organisme, des fibres musculaires font leur apparition et s'organisent en muscle cardiaque.

L'évolution cellulaire qui aboutit à la formation des fibres musculaires du cœur, et leur agencement, sont progressifs. Nous assistons d'abord à la transformation des histiocytes embryonnaires en cardioblastes ; de sphériques qu'ils étaient, ils deviennent fusiformes, et leur cytoplasme, homogène et dense. Le noyau et le nucléole épousent la forme fuselée de la cellule. Généralement deux de ces cellules disposées symétriquement s'unissent bout à bout, leur cytoplasme continue à s'étirer longuement, ce qui amène les fibres ainsi formés à s'éloigner de la paroi et à limiter une cavité dorsale. La superposition continue de ces fibres, sur toute la longueur du corps, constitue la paroi musculuse du cœur.

La formation ontogénique de cette paroi explique la constitution morphologique et histologique du cœur des Pycnogonides : le muscle cardiaque est plus ou moins cylindrique suivant les espèces, et s'appuie dorsalement contre la lame mésothéliale qui tapisse l'hypoderme. A la partie postérieure du corps, il repose sur l'abdomen. A l'avant, il est prolongé par une aorte qui se bifurque autour du cerveau et se poursuit par un tronc unique qui débouche dans la cavité du corps.

Au niveau des deuxième et troisième paires de pattes, les fibres lisses s'écartent latéralement, pour former deux paires d'ostioles qui entr'ouvrent leurs lèvres à chaque contraction, aspirant l'hémolymphe ; ce même mouvement chasse avec force le liquide par l'aorte antérieure.

Histologiquement le muscle cardiaque a un aspect nettement scalariforme. Les fibres longues et fines sont disposées parallèlement, leurs noyaux exactement superposés. Ces fibres contrairement à ce qu'on aurait pu penser sont striés transversalement de disques clairs et sombres, mais d'une manière différente de celles des fibres musculaires striées.

Le système circulatoire est donc lacunaire. En dehors du cœur qui est l'organe propulseur du sang, il n'existe pas de vaisseaux. Cependant, nous avons observé la présence, dans les pattes ambulatoires, d'une membrane qui nous paraît être contractile et jouer le rôle d'un système artériel. Cette membrane est tendue ventralement, entre le tube digestif et la paroi externe. Elle est faite d'une série de fibres parallèlement juxtaposées dont les noyaux se correspondent parfaitement. Nous reconnaissons une structure analogue à celle du muscle cardiaque. Nous ne la voyons que dans le fémur des pattes ambulatoires. Sa position

ventrale dans l'appendice et sa structure semblent indiquer qu'elle propulse le sang dans cette région, depuis la base de la patte jusqu'à son extrémité, le sang revenant ensuite en suivant le côté dorsal.

Le péricarde.

Nous assistons, presque simultanément, à la formation de cloisons latéro-dorsales qui séparent le corps de l'animal en trois régions (fig. 29) :

- une région dorsale que l'on pourrait dénommer région cardiaque ;
- une région ventrale avec le tube digestif et la chaîne nerveuse ;
- une région médiane très comprimée au centre, mais s'ouvrant latéralement pour donner deux cavités symétriques où se logera la glande génitale.

La cloison dorsale s'insère entre l'intestin et le cœur ; son adhérence à la basale intestinale d'une part, à la tunique musculaire du cœur d'autre part, est si intime qu'il est difficile chez l'adulte, de distinguer nettement chacune des parois.

Chez les jeunes, la présence de noyaux très allongés révèle l'existence de ces trois membranes. La structure de la cloison dorsale est double ; elle est constituée par deux lames épithéliales accolées rappelant une séreuse. Ainsi que nous le dirons à nouveau plus loin, nous considérons cette cloison comme un péricarde.

Les cloisons latérales ne sont pas autre chose qu'un repli de la basale intestinale qui se continue latéralement en une membrane à double feuillets intimement accolés. Les cloisons latérales situées par conséquent de part et d'autre de l'intestin correspondent vraisemblablement à des mésentères. Ces cloisons, latérales et dorsales, s'implantent profondément dans l'hypoderme où elles prennent appui séparément par leur base élargie. Elles y tracent une ligne de démarcation entre la face ventrale et la face dorsale. Cette ligne, soulignée par un repli de la chitine, correspond à la fente de déhiscence du revêtement chitineux, au moment de la mue.

Au niveau des appendices, la diversité des tractus et membrane rend l'interprétation plus difficile. Les mésentères s'étendent jusqu'à l'extrémité des pattes, isolant deux régions ventrales et dorsales. Là encore les mésentères sont fixés à l'hypoderme au niveau du repli chitineux.

Chez *Endeis spinosa* tout au moins, la région ventrale se complique de nombreux tractus maintenant l'intestin en place, et de fibres conti-

guës qui forment, dans le fémur tout au moins, une membrane probablement contractile que nous avons décrite. La présence de cette double cloison existant dans le corps de l'animal semble avoir échappé aux nombreux observateurs. Ils n'ont vu qu'une seule membrane transver-

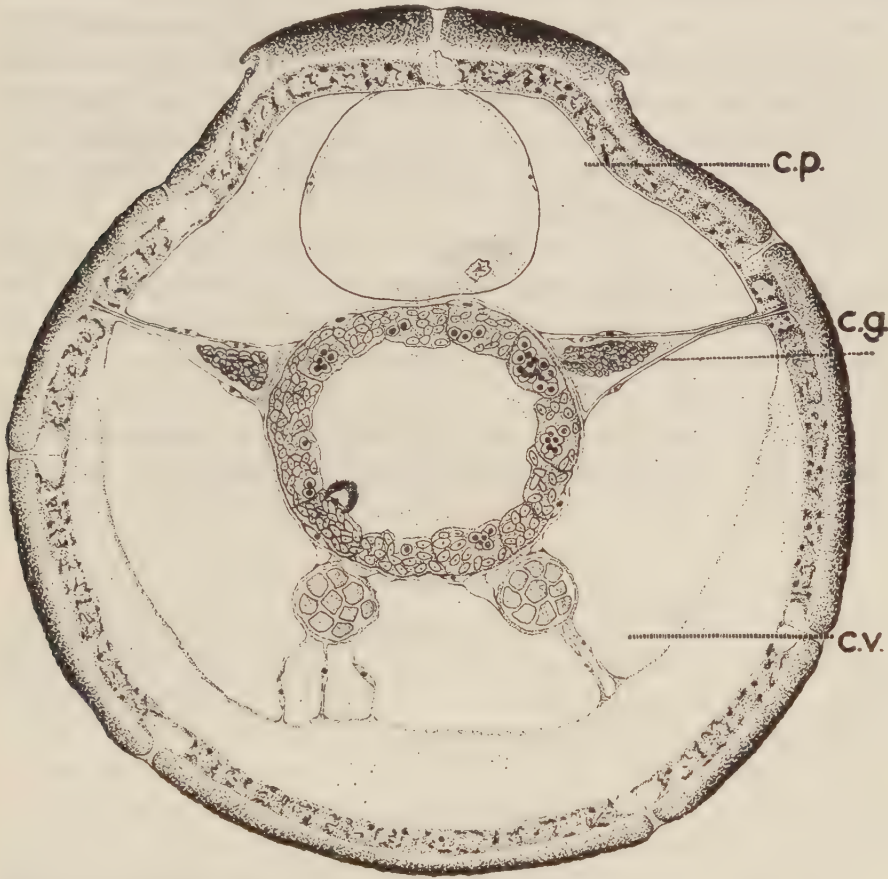


FIG. 29. — *Endeis spinosa*. Coupe transversale dans le corps d'un individu adulte montrant les trois régions : c.p. : cavité péricardique ; c.g. : cavité génitale ; c.v. : cavité ventrale.

sale, le « septum transversum » que certains ont appelé coelomique. D'après ces auteurs les deux lames du « septum transversum » s'écartent pour enfermer la glande génitale, selon les données générales.

Or, il apparaît que chacune des deux cloisons que nous avons décrites est formée par un double feuillet particulièrement visible à l'endroit où la cloison latérale s'éloigne de l'intestin.

Il nous paraît logique de considérer la cloison dorsale comme un péricarde qui double le cœur sur toute sa longueur.

Les cloisons latérales sont, par contre, uniquement des mésentères qui maintiennent le tube digestif en place. Elles sont formées non par la paroi coelomique, mais par un mésothélium qui revêt généralement cette paroi et qui se continue normalement sous l'hypoderme.

L'organisation interne des Pycnogonides fait preuve d'un caractère archaïque qui se manifeste par l'extrême simplicité des structures. En schématisant, on peut distinguer dans le corps de l'animal un tégument externe unistratifié, doublé intérieurement par une lame mésothéliale particulièrement mince.

Dorsalement nous trouvons un tube cardiaque à paroi musculeuse. Une cloison péricardique complète l'appareil circulatoire en limitant deux cavités de part et d'autre du cœur avec lequel elles communiquent par les ostioles : cet ensemble est l'expression simplifiée d'un complexe auriculo-ventriculaire.

Au centre du corps de l'animal se loge l'intestin maintenu par les mésentères. Ventralement la chaîne nerveuse complète cet ensemble d'organes.

Appareil génital.

Nous avons peu de détails sur la formation de l'appareil génital des Pycnogonides, sinon qu'elle est tardive et généralement postérieure à la formation du cœur. Il n'existe aucun signe embryonnaire de détermination précoce des cellules goniales.

Cellules germinales.

Nous serons peu affirmatifs pour parler de la genèse des premières cellules germinales. Plusieurs hypothèses ont été formulées en ce qui concerne leur origine et l'organisation de la glande elle-même.

DOGIEL a observé que les glandes génitales naissent sous la forme d'ébauches séparées (au moins deux) rangées selon la métamérisation du corps ; la localisation de ces ébauches n'est pas précisée. Il indique simplement que les cellules formatrices se rassemblent dans la moitié dorsale du corps et qu'elles sont maintenues entre les deux lames du « septum transversum ».

Avant lui, on avait émis l'hypothèse que la première paire d'ébauches

proviendrait vraisemblablement d'une unique cellule germinale primitive. La migration de cellules provenant de la multiplication de cette première paire constituerait des groupes métamériques pairs.

Nos observations nous ont permis de déceler les premières cellules germinales chez un individu de l'espèce *Nymphon gracile* qui venait d'acquérir sa quatrième paire de pattes. A ce stade les gonies sont situées dans le premier segment du tronc. Du côté gauche, elles paraissent faire partie intégrante de la lame épithéliale transverse qui les retient et qui constitue l'ébauche de la cavité génitale. Ce sont des cellules dont

le rapport $\frac{N}{\mu}$ est élevé. Leur noyau est clair avec un beau nucléole central entouré d'une auréole de prochromosomes.

Du côté droit nous ne retrouvons pas cette organisation : l'îlot cellulaire constitué par trois cellules identiques aux cellules goniales que nous venons de décrire, existe bien, mais il n'est pas encore rattaché au « septum transversum ». Ces cellules sont intimement liées à la lame épithéliale qui revêt l'intestin. Nous les avons vu, ainsi disposées, à plusieurs reprises. Elles paraissent provenir des bourgeons d'accroissement endomésodermiques, localisées chez la larve aux extrémités des cœcum digestifs.

On peut se demander si les cellules germinales prennent naissance au niveau du « septum transversum » ou si elles proviennent d'ébauches d'origine endo-mésodermiques qui émigrent et sont retenues par la double cloison transversale.

Cette seconde interprétation nous paraît la plus proche des observations que nous avons faites et en accord avec les vues de DOGIEL.

Les cellules germinales se formeraient aux dépens de cellules du mésenchyme embryonnaire dont nous avons vu les potentialités multiples et par migration viendraient se placer entre les piliers de la future membrane transverse qui n'est, à ce stade, qu'une superposition de tractus épithéliaux.

Les premières cellules germinales que nous avons observées demeurent localisées à la partie antérieure du corps au niveau de la première paire de pattes.

Des coupes histologiques parfaitement sériées révèlent qu'au moment où la larve vient d'acquérir sa quatrième paire de pattes, seul le premier segment du tronc est pourvu de cellules goniales, et en nombre extrêmement restreint.

Au stade suivant, il existe des ébauches génitales paires, disposées métamériquement et constituées par des îlots encore peu importants, où l'on note cependant divers stades de division cellulaire.

La glande génitale.

Les premières ébauches de la glande génitale sont paires ; elles sont constituées, comme nous l'avons vu, de trois ou quatre cellules au plus, cimentées par une substance amorphe que le bleu d'aniline colore. Ces cellules sont retenues dans l'interstice, à l'origine étroit, qui sépare les mésentères du péricarde, de part et d'autre de l'intestin. Cette région constitue la cavité génitale dont la glande de section oblongue, n'occupe au début que la partie centrale.

Les cellules prolifèrent et envahissent complètement la cavité génitale, franchissant même, chez certaines espèces, l'espace reliant les deux parties latérales symétriques. La glande génitale acquiert alors une structure scalariforme. Lorsque le corps est très ramassé elle s'étale presque entièrement à la face dorsale de l'intestin. Dans le cas le plus général les deux glandes se rejoignent à la partie inférieure seulement, juste au-dessus de l'abdomen, épousant la forme d'un tube en U. Chaque ébauche initiale va devenir un centre de prolifération cellulaire à partir duquel nous allons voir une zonation de cellules germinales à tous les stades de la méiose. Des cellules émigrent également dans les pattes dont elles occupent les quatre premiers articles : les trois coxa et le fémur.

Les conduits génitaux.

Chez les individus mâles, les orifices génitaux portés généralement par les deuxième coxa de une ou plusieurs paires de pattes, selon les espèces considérées, se signalent quelquefois par la présence de protubérances au sommet desquelles ils sont situés.

Chez les individus femelles, la taille des œufs exige des orifices de ponte de diamètre important. Or les orifices de ponte, chez les espèces que nous avons étudiées, sont inapparents sur la chitine. Par contre si l'on appuie légèrement sur le fémur d'une femelle mature, les œufs sont expulsés au niveau de l'articulation où les téguments sont mous. C'est là que nous situerons les gonopores femelles.

Malgré les nombreuses coupes que nous avons faites, nous n'avons jamais observé la présence de gonoductes.

Chez les individus femelles où il est aisé d'observer sur le vivant la disposition des ovocytes, de taille bien supérieure aux cellules germinales mâles, on voit que le cœcum génital est accolé à l'intestin, et l'on peut sans peine retirer l'un et l'autre.

Le cœcum génital se présente comme un long cordon auquel sont appendus les ovocytes en phase d'accroissement. Au début il y a nidation de l'ovocyte dans l'épithélium qui limite le cœcum : la cellule germinale femelle en augmentant de volume fait de plus en plus hernie à l'extérieur du cœcum dont la lumière se rétrécit progressivement jusqu'à devenir virtuelle. L'ovocyte n'est bientôt plus retenu que par un mince pédicule qui se rompt à la maturité de l'œuf et le libère dans l'hémocœle. Le fragment d'épithélium qui le maintenait forme la membrane folliculaire.

Ovogenèse et spermatogenèse.

Les phénomènes concernant l'ovogenèse et la spermatogenèse des Pycnogonides n'ont pratiquement pas été étudiés.

LOMAN (1917) nous fait part d'observations plutôt confuses sur l'origine des œufs dans les prolongements latéraux. D'après cet auteur les cellules germinales femelles envahissent peu à peu le corps puis reviennent dans les pattes où elles sont émises par les orifices sexuels des deuxième coxa.

Nous avons dit ce qu'il fallait penser de la formation de la glande génitale et des orifices de ponte.

On ne sait rien sur la spermiogenèse. Un dessin peu précis du spermatozoïde dans la faune de Naples, le figure comme une cellule longuement flagellée que constitue une tête chromatique allongée prolongée par un long filament.

Comme pour l'ensemble de ce travail, l'étude de l'ovogenèse et de la spermatogenèse (Pl. I) porte sur les espèces les plus communes de nos côtes : *Nymphon gracile* Leach ; — *Achelia echinata* Hodge ; — *Endeis spinosa* Montagu ; — *Callipallene emaciata* Dohrn.

La spermatogenèse est caractérisée par l'identité des processus d'évolution des cellules germinales mâles quelle que soit l'espèce considérée, et le résultat, qui est un spermatozoïde mobile possédant une tête chromatique surmontée d'un acrosome, et un segment intermédiaire d'origine mitochondriale, terminé par un flagelle. Par contre la vitello-

genèse, une des phases de l'ovogenèse, montre d'une espèce à l'autre de notables différences.

La spermatogenèse débute bien avant que l'individu ait atteint le stade adulte caractérisé en particulier par l'acquisition des ovigères. A maturité, les cellules germinales mâles sont groupées par stade mitotique et spermatogénétique. On rencontre successivement des groupes de spermatocytes I à tous les stades de la division réductionnelle, des spermatocytes II et des spermatides.

La prophase de la première mitose de réduction donne les images classiques. Dans le noyau des spermatocytes I encore au repos, on observe de la chromatine granuleuse disposée sur deux cercles concentriques autour du nucléole. Les granulations chromatiques se réunissent et donnent des filaments qui s'organisent en spirème ; le spirème se condense rapidement. Puis nous voyons apparaître les nombreux filaments chromosomiques du stade préleptotène. Ces filaments s'associent deux à deux et donnent de nombreuses anses leptotène qui sont étroitement serrées les unes contre les autres, aussi nous a-t-il été impossible de les dénombrer tant à cause de leur nombre élevé que de la petitesse des éléments.

Des tétrades massives se forment : diplocoques, anneaux, oiselets. Nous avons pu bien observer leur forme sur des frottis dont les éléments étaient plus ou moins gonflés ou aplatis, car normalement elles sont serrées les unes contre les autres et peu analysables. Puis le fuseau de la première mitose de maturation se constitue ; il est bien visible et les tétrades se disposent de façon à former une plaque équatoriale massive.

A la métaphase de la méiose, les chromosomes sont massifs et très fortement serrés les uns contre les autres.

Chez *Callipallene emaciata* et *Endeis spinosa* les cytes I en métaphase présentent un fuseau très net montrant à ses deux pôles, un anneau chromosomien. Cet anneau est entouré par du protoplasme hyalin.

A la télophase, la chromatine a toujours un aspect massif. Les spermatocytes II ne reviennent pas vraiment à l'état de repos ; cependant il y a, à nouveau, dispersion de la chromatine sous forme de granulations, sans qu'il y ait formation d'une vésicule nucléaire. Très vite, les chromosomes réapparaissent, un fuseau se forme et nous assistons à la métaphase de la deuxième mitose de maturation, avec formation de deux spermatides.

La spermiogenèse est ici très simple. La spermatide, revenue à l'état quiescent présente un noyau qui se condense peu à peu et prend fina-

lement un aspect pycnotique ; il est entouré de peu de protoplasme. Le centrosome postérieur s'est dédoublé en centrosome proximal et centrosome distal, ces deux granules centrosomiens restent unis par une desmose. Ils viennent se placer à un pôle du noyau et c'est à ce pôle que se condense la majeure partie du cytoplasme.

La tête chromatique s'allonge et prend l'aspect d'un ovoïde effilé à un pôle et arrondi à l'autre. Nous n'avons pu assister à la formation de l'acrosome, prolongement terminé en pointe et coiffant la partie la plus mince de la tête chromatique. Autour de la desmose unissant les deux centrosomes postérieurs, le segment mitochondrial se forme. D'abord conique dans les spermatides jeunes, il prend l'aspect d'un petit cylindre ; du centrosome distal pousse le flagelle caudal. L'allongement de la tête spermatique se poursuit et le protoplasme qui s'était condensé autour du segment intermédiaire est rejeté en glissant le long du flagelle caudal dont la partie antérieure restera entourée d'une mince gaine protoplasmique. Souvent, à ce stade, l'extrémité antérieure de la tête est courbée.

La spermatide âgée nous montre un acrosome effilé et recourbé, puis la tête chromatique allongée ; à sa base, le segment mitochondrial compris entre les deux centrosomes postérieurs et enfin, le flagelle caudal. Cette spermatide n'aura plus qu'à s'étirer encore un peu pour donner le spermatozoïde.

Le spermatozoïde a donc une forme allongée. La tête chromatique mesure $8\ \mu$; elle est surmontée d'un acrosome effilé d'environ $1\ \mu$ et prolongée postérieurement par le segment mitochondrial d'environ $1\ \mu$ lui aussi ; puis nous avons le flagelle caudal entouré dans sa partie antérieure d'une mince couche protoplasmique.

L'ovogenèse débute, comme la spermatogenèse, par la multiplication active des cellules germinales primitives. Ovogonies et spermatogonies primitives se distinguent d'ailleurs difficilement les unes des autres.

La multiplication des jeunes ovogonies a lieu dans la partie de la glande située dans le tronc de l'animal. Leurs noyaux montrent, tout d'abord, des grains de chromatine nombreux et très fins. Le diamètre de ces grains grandit ; ils fusionnent et donnent les chromosomes courts qui se disposent à l'équateur d'un fuseau achromatique toujours très net. Comme dans les divisions spermatogoniales, à la métaphase des divisions ovogoniales, les chromosomes forment une sorte d'anneau.

La phase d'accroissement qui transformera l'ovogonie en ovocyte de premier ordre débute par l'apparition d'un nucléole dans la vésicule

nucléaire, tandis que la chromatine se résoud à nouveau en grains très fins. A ce stade les cellules germinales femelles pénètrent dans les pattes où se poursuit l'ovogenèse.

L'observation d'une coupe transversale dans le fémur d'une patte d'*Endeis spinosa* montre, entre le cœcum digestif et l'épithélium sous-hypodermique, le cœcum génital femelle, bordé d'œufs. La lumière de ce cœcum génital ici bien visible, est souvent virtuelle car les ovogonies au cours de la phase d'accroissement font saillie dans la cavité générale, entraînant l'épithélium germinatif. L'épithélium se distend et les ovogonies demeurent rattachés à la glande par un pédicule qui se rompt à maturité sexuelle, libérant les œufs (Pl. I).

Nous avons observé le même processus chez *Callipallene emaciata*. Le cœcum génital est un canal étroit auquel les œufs sont rattachés par de courts pédicules.

Toutes les ovogonies n'évoluent pas en cellules-œuf. De très nombreuses d'entre elles vont jouer le rôle de cellules nourricières. Elles pénètrent dans le pédicule d'une ovogonie privilégiée et sont phagocytées. La quantité de vitellus formé varie avec l'espèce et donne des œufs de taille bien différente. Les diamètres de ces œufs sont, par ordre croissant, de 30 μ pour *Anoplodactylus angulatus*, de 50 μ pour *Endeis spinosa*, de 70 μ pour *Achelia echinata*, de 100 μ pour *Nymphon gracile*, de 200 μ pour *Callipallene emaciata*.

Les grains vitellins tout d'abord de petite taille peuvent se fusionner pour donner des plaquettes vitellines qui peuvent atteindre 7 μ comme chez *Callipallene emaciata*.

Les œufs de petite taille et de taille moyenne possèdent un vitellus également réparti. Chez *Callipallene emaciata*, espèce à gros œufs, les globules les plus gros sont localisés au centre de l'œuf, tandis qu'à la périphérie on ne trouve que des sphérules vitellines de petite taille.

Dans le cytoplasme des ovogonies d'*Endeis spinosa*, on observe un corpuscule sphérique acidophile ayant le diamètre du nucléole. Ce corpuscule est entouré d'une substance peu colorée ; l'ensemble apparaît comme une seconde vésicule nucléaire et son nucléole.

Les ovogonies de plus grande taille en possèdent jusqu'à trois. D'abord très sphériques, ces corps, fortement colorés après la réaction de Feulgen, par le vert lumière, comme le nucléole, sont repoussés contre la paroi de l'œuf, au cours de la vitellogenèse. A la fin de l'ovogenèse, ils ne subsistent que sous forme de traînées qui finissent par disparaître.

Il existe dans le cytoplasme de l'ovogonie de *Callipallene emaciata* un corpuscule identique. Celui-ci disparaît rapidement. On peut assez difficilement rapprocher ces corps des noyaux vitellins de Balbiani qui ont, eux, d'après les descriptions faites par les auteurs qui les ont étudiés, une structure bien caractéristique. Ils apparaissent plutôt comme des éléments du métabolisme entrant en jeu au début de la vitellogenèse.

Des corps acidophiles analogues, contenant des ribonucléo-protéines et des protéines basiques ont été signalés dans l'ovocyte de *Glomeris marginata* (FAURÉ-FRÉMIET, 1950) ; nous les avons également observés dans les œufs de *Ptéroïdes griseum*, de *Ciona intestinalis*.

Chez *Endeis spinosa*, il semblerait qu'au début de l'ovogénèse deux jeunes ovogonies fusionnent. L'une, privilégiée, continue son évolution normalement. L'autre voit sa substance nucléaire et son nucléole digérés lentement. La cellule-œuf ainsi formée n'est pas caractéristique du groupe des Pycnogonides : ceci est aussi vrai pour le spermatozoïde dont les caractères demeurent très généraux.

On peut souligner cependant que le spermatozoïde des Pycnogonides est du type filiforme comme celui des Arachnides. Il semble bien à l'heure actuelle, d'après les recherches récentes, que seuls, parmi les Arthropodes, les Crustacés supérieurs ont des spermatozoïdes immobiles. Peut-être, faut-il voir également dans le semi-enroulement de la tête chromatique des spermatides des Pycnogonides, un processus analogue à celui que l'on peut observer durant la spermatogénèse des Arachnides.

ÉVOLUTION DU MÉSENCHYME.

Nous avons insisté tout au long de cet exposé sur une des caractéristiques de l'embryogénèse des Pycnogonides : l'absence de *cœlome*, déjà reconnue par la plupart des auteurs qui ont étudié le développement de différentes espèces.

L'endo-mésoderme (et peut-être certains éléments issus de l'ectoderme) contribuent à la formation d'un mésenchyme embryonnaire dont nous avons vu les propriétés. Ce mésenchyme donne divers tissus et organes, dont le cœur, le péricarde, le sang, l'appareil génital et les épithélium qui les tapissent.

Les éléments les plus proches de l'hypoderme donnent la musculature. Ceux qui sont sous-jacents à l'épithélium digestif, donnent les fibres lisses qui doublent l'intestin.

Intriguée par les particularités du mésenchyme embryonnaire, nous avons pensé à injecter des solutions de Carminate d'ammoniaque d'une part, d'encre de Chine d'autre part, à des Pycnogonides dont la chitine suffisamment transparente, permet une observation à travers les téguments.

Après avoir sectionné le tibia nous avons introduit à l'aide d'une micropipette de verre une goutte de solution physiologique de colorant vital. Des observations régulières nous ont permis de distinguer trois phases dans la diffusion des solutions.

Quelques deux à trois heures après l'injection, les cellules de l'hémolymphe s'emparent des micelles de substance étrangère et les introduisent dans le courant sanguin. Une partie est également absorbée par des sphérules protéiques en suspension dans le liquide intérieur.

Les cellules de la paroi du cœur, surtout celles situées près des ostioles, bloquent à leur tour le carmin. Il ne faut voir là, à notre avis, qu'un simple phénomène de phagocytose.

Une quinzaine d'heures après l'injection, le carmin est emmagasiné par des cellules dont la disposition est particulière, et non plus sous la forme granuleuse de coloration vive, mais sous forme diffuse dont la teinte est très atténuée.

Ces cellules sont groupées et constituent des amas symétriques métamériquement disposés. On les rencontre à la base de chaque segment du tronc, à la base du céphalon et au niveau des articulations des prolongements latéraux et des premières coxae.

En plus de la *propriété colloïdopexique*, ces cellules possèdent tous les caractères cytologiques des néphrocytes : elles sont généralement volumineuses, bien qu'en réalité ces amas cellulaires offrent toute une gamme de cellules de taille variant du simple au quadruple. La majorité d'entre elles sont sphériques et libres, avec un noyau excentrique et un cytoplasme spumeux et faiblement vacuolisé.

Certaines deviennent nettement amiboïdes lorsqu'elles se déplacent à la surface de l'intestin ou des fibres musculaires. Elles sont donc migratrices ; cependant nous avons vu quelques-unes d'entre elles émettre des prolongements protoplasmiques très longs qui les rattachent au tissu réticulé.

La troisième phase de la diffusion du carmin et de l'encre de Chine à travers l'organisme se situe au niveau des endothéliums et des tissus connectifs : les cellules de la basale de l'intestin contiennent des grains

de colorant ; celles de la lame épithéliale qui s'étend entre les fibres musculaires également, ainsi que des cellules granuleuses qui se mobilisent pour former des amas cellulaires importants.

Des éléments analogues possédant la propriété essentielle du système réticulo-histiocytaire, la colloïdopexie, ont été décrits chez les Invertébrés.

GLÖDNER (1928) décrit chez la Sépiole un tissu qui rompt ses connexions et donne des éléments libres se transformant en histiocytes.

Si nous pensons qu'on peut considérer le tissu connectif des Pycnogonides comme un tissu présentant les propriétés du système réticulo-histiocytaire, on peut se demander s'il est possible d'attribuer également ces mêmes potentialités aux « néphrocytes » qui paraissent pourtant se transformer en éléments se reliant au tissu connectif. Il semble plus probable que les néphrocytes appartiennent à la catégorie cellulaire à athrophagocytose excrétrice que P. CAZAL (1948) distingue de l'athrophagocytose pexique caractéristique des éléments histiocytaires.

En somme, nous reconnaissons dans le mésenchyme des Pycnogonides les deux étapes principales du développement qui définissent le mésenchyme actif, d'après CAZAL.

La première est un stade embryonnaire avec potentialités hémopoïtiques. Nous avons vu dans les premiers stades larvaires ce réseau lâche montrant des pulsations régulières, auquel se substitue par la suite l'appareil circulatoire et les éléments hémolymphatiques.

Il est probable que le mésenchyme actif restant, conserve des potentialités hémopoïtiques, en particulier chez les Pycnogonides où l'hématopoïèse est diffuse.

La deuxième étape constitue « le stade définitif après différenciation des endothélium ». Chez les Pycnogonides ce stade est atteint après la formation du cœur, du péricarde et de la glande génitale. Il comprend les endothélium et le tissu connectif qui tapissent les centres nerveux, l'appareil digestif et la musculature. Peut-être faut-il ajouter l'épithélium sous-hypodermique riche en cellules pigmentaires.

Sans trop préjuger de l'importance de ce tissu il nous paraît logique de formuler l'hypothèse d'une participation éventuelle à la régénération, phénomène si important chez les Pycnogonides.

PHYLOGÉNIE.

Dans notre travail, il ne nous a été possible d'aborder l'étude du développement, que d'un nombre restreint de genres. Nous avons été limitée par la nécessité d'obtenir de nombreux individus pour chaque espèce étudiée. Aussi nous sommes-nous bornée aux cinq espèces communes sur nos côtes : *Nymphon gracile* Leach ; — *Endeis spinosa* Montagu ; — *Anoplodactylus exigus* Dohrn ; — *Callipallene emaciata* Dohrn ; — *Achelia echinata* Hodge.

Les quatre premières appartiennent aux familles que groupe l'ordre des *Nymphonomorpha* Pocock (1904) ; la cinquième, à la famille des *Ammonotheidae* Dohrn (1881), de l'ordre des *Ascorhynchomorpha* Pocock (1909).

Les *Pycnogonum* et les espèces appartenant à la famille des *Colossendeidae* caractéristiques des deux autres ordres, et dont l'étude aurait été d'un grand intérêt, ne nous ont pas été accessibles. Les *Pycnogonum* sont extrêmement rares sur nos côtes, et les *Colossendeis* inexistantes.

Nous ne nous faisons donc pas d'illusion sur ce que peuvent présenter encore de fragmentaire et peut-être de fragile les conclusions que nous allons tirer de nos recherches sur la phylogénie des Pycnogonides. Mais il nous est cependant permis de dégager les tendances phylogénétiques qui orientent le phylum.

Sur le plan de l'embryologie nous assistons au passage d'un développement progressif qui débute par une segmentation de type spiral modifié sous l'influence de facteurs secondaires, à un développement accéléré et condensé.

Le premier mode, général chez les *Nymphonidae*, *Ammonotheidae*, *Endeidae*, se déroule au cours de mues nombreuses. La première stase larvaire caractéristique de tous ces ordres est le Protonymphon.

Par le deuxième mode de développement, qui est celui des *Pallenidae*, nous atteignons des formes embryonnaires beaucoup plus évoluées, à notre avis. La marque de l'évolution porte sur la réduction des métamorphoses ; la période embryonnaire se prolonge et donne une larve qui est près d'être constituée comme l'adulte ; nous avons vu que cette modification de l'accélération du développement était d'origine héréditaire, la teneur de l'œuf en vitellus jouant un rôle secondaire. Elle porte également sur la suppression des appendices larvaires II.

Le blastopore lui-même, si telle est la valeur du sillon semi-équatorial qui se dessine en tout premier lieu à la surface de l'œuf, se réduit pour ne devenir qu'une ouverture triangulaire au niveau de l'orifice stomodéal. évolution constatée des Onychophores aux Arachnides.

Une mention spéciale doit être faite au sujet des *Phoxichilidae* dont le développement est intermédiaire entre ces deux modes. L'embryogenèse s'achève à la formation de la larve protonymphon ; mais par la suite la plupart des métamorphoses sont supprimées. La deuxième stase larvaire qui est atteinte d'emblée est identique à celle des *Callipallenidae*. Là encore il ne faut pas voir l'influence du parasitisme puisque toutes les larves de Pycnogonides sont parasites ; leur immobilisme provoqué par la vie parasitaire présente seul des degrés différents.

Organogénétiquement, cette tendance qui fait des *Callipallenidae* la famille la plus évoluée, se manifeste dans la genèse du système nerveux et surtout des organes neuro-sécréteurs. Il est bien évident que l'accélération, constatée dans l'organogenèse externe, a des répercussions sur l'organogenèse interne.

Cependant la classe des Pycnogonides est caractérisée par une parfaite homogénéité dans le plan d'organisation en même temps qu'une grande variabilité de la formule appendiculaire. En effet, nous avons déjà souligné la disparition chez certaines espèces de la première, quelquefois deuxième et même troisième paire d'appendices. Seuls les *Nymphon* en possèdent typiquement sept paires. Les autres n'en possèdent plus que six ou cinq ; et ce nombre diminue jusqu'à quatre chez les *Endeis* femelles. Les chélicères et les ovigères sont les plus stables. Ils existent chez les genres les plus primitifs comme chez ceux que nous avons considéré comme les plus évolués. Leur régression paraît être une condition secondaire.

Il semble par contre, que la régression ou la disparition définitive des palpes soit un phénomène plus profond. Nous avons insisté sur le fait que la disparition des palpes était accompagnée d'une atrophie du ganglion correspondant et de la perte du nerf.

Chez *Callipallene emaciata* les ébauches des palpes n'apparaissent même pas au cours de l'ontogenèse — nous a-t-il semblé —. Serait-ce le signe d'une étape phylogénétique qui nous conduit à la formule appendiculaire des Arachnides ? Ou bien est-ce là un curieux phénomène de convergence ?

Il est bien singulier de constater que la forme pantopodienne fossile

reconstituée par BROILI (1929), le *Palaeopantopus*, est dépourvue de palpes mais porte des ovigères. Quoi qu'il en soit, malgré la parfaite homogénéité constatée dans tout le groupe, il présente toute une hiérarchie de caractères ordonnés des *Nymphon* aux *Callipallene* en ce qui concerne les *Nymphomorpha* qui est la lignée la plus continue que nous ayons étudiée.

Des phénomènes secondaires viennent se greffer et perturber quelque peu la continuité dans l'enchaînement des caractères, comme la disparition des chélicères, phénomènes purement adaptatifs, qui donnent les formes aberrantes que l'on connaît.

AFFINITÉS DES PYCNOGONIDES.

Nous avons vu au début de ce travail combien sont encore discutées les affinités des Pycnogonides.

Les arguments tirés d'une sommaire étude morphologique et de données embryologiques trop fragmentaires ont cependant paru suffisants à la plupart des auteurs qui nous ont précédée, pour qu'on puisse ranger ce groupe animal dans le sous-embranchement des Chélicérates, en marge des Arachnides.

Cependant le débat est à nouveau ouvert par HEDGPETH (1947) qui trouve les raisons données pour rapprocher les Pycnogonides des Arachnides trop incertaines. Il isole la classe des Pycnogonides au sein de l'embranchement des Arthropodes tout en mentionnant d'hypothétiques affinités avec les Crustacés, sur le plan embryologique.

A son tour HENRY (1953) établissant un certain nombre d'homologies réelles ou supposées entre les Pycnogonides et les Polychètes, homologies dont nous avons au début de notre travail, discuté la valeur, est disposée à les ranger parmi les Para-arthropodes, c'est-à-dire pensons-nous, dans le voisinage des Onychophores.

Certes, l'ontogenèse des Pycnogonides a gardé de nombreux vestiges du type ancestral à affinités annéliennes. Nous les avons soulignés au cours de cette étude. Ils résident en particulier dans le mode de segmentation en partie spiralée qui caractérise la plupart des espèces que nous avons étudiées, et dans les processus de la gastrulation qui aboutissent à la formation d'un sillon comparable à la gouttière blastoporale des Onychophores, à l'extrémité antérieure duquel s'ouvre la bouche.

La présence d'organes ventraux identiques à ceux que l'on rencontre

chez les Péripates et une organisation interne péripatoïde soulignent l'aspect archaïque des Pycnogonides. L'absence de coelome nous apparaît comme un phénomène de réduction extrêmement poussée que l'on voit s'amorcer chez les Limules donc chez des Arthropodes primitifs encore, mais qui sont déjà typiquement des Arthropodes.

La faune paléontologique nous montre qu'à l'origine les formes fossiles des Crustacés et des Chélicérates n'étaient pas très éloignées. Donc, le fait de considérer les Pycnogonides comme appartenant aux Chélicérates, n'exclue pas les analogies avec les Crustacés, témoignant d'une origine annélidienne commune extrêmement lointaine.

Des caractères archaïques identiques conservés à des degrés divers par les Chélicérates rapprochent Mérostomacés, Pycnogonides et Arachnides. Ces caractères concernent particulièrement l'anatomie interne. On retrouve dans ces trois classes d'animaux une organisation métamérique du cœur, de la glande génitale et du tube digestif semblable, autant de caractères disparus chez les Crustacés et à plus forte raison chez les Insectes. D'autre part il est plus fondé de rapprocher la larve protonymphon au stade « larvatum » des Arachnomorphes qu'au nauplius des Crustacés.

Ce sont ces considérations qui ont conduit CUÉNOT dans le traité de Zoologie de GRASSÉ (1952) à établir l'arbre généalogique des Arthropodes en distinguant d'une part les *Chélicerata*, d'autre part les *Mandibulata* ou *Antennata*, mettant bien en évidence l'opposition qui existe entre les Chélicérates et l'ensemble des autres Arthropodes actuels réunis.

Le passage entre Annélides et Arthropodes est réalisé par le clade des Onychophores et surtout des Tardigrades dont les caractères arthropodiens se précisent davantage.

Étant donné l'insuffisance des données paléontologiques et embryologiques, l'établissement des rapports phylétiques entre Arachnides et Pycnogonides a pu paraître le fruit de méditations spéculatives comme le déclare HEDGPETH.

Mais il semble que Arachnides et Pycnogonides aient des affinités plus profondes encore qui se traduisent dans la morphologie de la région céphalique. Certes, l'absence de somite coelomique accroît la difficulté qu'il y a à décrire la constitution du céphalon des Pycnogonides. Cependant, nous avons des raisons de penser comme nous l'avons montré que la segmentation des Pycnogonides est typiquement Arachnomorphe.

La présence d'un segment supplémentaire pourvu d'un appendice peut entraîner une divergence de points de vue. Mais de nombreux faits peuvent l'expliquer ; et loin de marquer une opposition, c'est tout à fait en accord avec ce que nous apprend la phylogenèse. Nous voyons que chez les Limules les quatre premiers appendices post-oraux seuls dérivent du centre de formation des métamères antérieurs ; c'est par adjonction secondaire de segments procédant du centre de formation postérieur que se complète le céphalo-thorax. Cet argument justifie aussi la possibilité qui existe pour la région postérieure du thorax des Pycnogonides de débiter de nouveaux somites, ce qui conduit aux formes décapodes et dodécapodes.

Nous avons suggéré une seconde interprétation, selon laquelle on peut également considérer les palpes comme les vestiges d'un appendice disparu chez les Arachnides. La démonstration est à faire.

Certains auteurs ont attribué aux Pycnogonides des affinités crustacéennes sur le plan embryologique. Nous avons dit que cet argument nous paraissait peu fondé. Au contraire, les développements embryonnaires présentent des points communs avec les Arachnides en particulier celui du *Callipallene* dont l'embryon ressemble à s'y méprendre à celui d'un Pédipalpe. L'hypothèse qui fait dériver les segments postérieurs aux ovigères de téloblastes mésodermiques secondaires identiques à ceux des Crustacés, n'est même pas à retenir puisque la croissance s'effectue par l'intermédiaire d'une ébauche endomésodermique.

Quant au protonymphon il n'a de commun avec le nauplius que le nombre de leurs appendices qui ne sont pas homologues.

Le fait que la première paire d'appendices postoraux subissent des transformations et deviennent des chélicères morphologiquement identiques, joint aux analogies de la métamérisation, nous paraît un argument décisif en faveur de la nature arachnidienne des Pycnogonides.

Des rapprochements d'ordre secondaire, au sujet de l'arthrogenèse, de l'organisation interne, n'en viennent pas moins renforcer cette opinion. Il nous semble utile de souligner l'existence chez les Pycnogonides d'une double musculature s'insérant sur l'article distal, l'apotèle, que l'on ne retrouve que chez les Arachnides.

Donc ce n'est pas seulement une somme d'homologies qui nous amène après CUÉNOT, FAGE et d'autres auteurs, à ranger les Pycnogonides à côté des Arachnides dans le sous-embranchement des Chélicérates, mais une évolution curieusement parallèle faite d'une série de

phylogénèses élémentaires semblables. Nous voulons parler de l'évolution morphologique de la région céphalique qui manifeste les mêmes tendances au même degré, entre autre.

Les Pycnogonides ont cependant conservé des caractères ancestraux, comme la présence dans leur développement d'une larve protonymphon, la segmentation du thorax, la métamérisation presque rigoureuse de ses organes internes, et d'autres encore qui leur donnent une certaine originalité. Ceci explique probablement l'incertitude qui a provoqué et qui provoque encore de nombreuses discussions.

Tenant compte d'une part, du parallélisme phylogénétique qui conduit Arachnides et Pycnogonides, par l'intermédiaire des *Callipallene* genre le plus évolué à notre avis, vers des formes typiquement homologues, d'autre part des particularités inhérentes à une évolution propre au phylum des Pantopodes, nous rangeons comme le fait FAGE et d'autres auteurs, le clade des Pycnogonides en marge de celui des Arachnides.

Travail fait à la Station Biologique de Roscoff.

Au Laboratoire du Professeur O. TUZET, Faculté des Sciences de Montpellier.

TRAVAUX CITÉS

Une bibliographie complète a été donnée par HELFER (1935) dans le Bronn's Tierreich et mise à jour par HEDGPETH en 1947. Nous ne donnons ici que la liste des travaux cités dans le texte.

- 1873. BALBIANI (M.). — Mémoire sur le développement des Aranéides (*Annales des Sc. Naturelles*, **58**, pp. 1 à 99).
- 1883. BALFOUR (F. M.). — Traité d'Embryologie et d'Organogénie comparée (Librairie J. B. Baillière et Fils, Paris, pp. 503-505).
- 1903. BORNER (A.). — Die Beingliederung der Arthropoden (3 Mitteilung : Die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend (*S. B. Ges. Nat. f. Fnd. Berlin*, pp. 292-335).
- 1922. BOUVIER (E. L.). — Classification et caractères distinctifs essentiels des Pycnogonides appartenant à la série des Pycnogomorphes (*Ann. Sc. nat. Paris, Zool.*, **10**, pp. 113-117).
- 1935. BRACHET, DALCQ, GÉRARD. — Traité d'Embryologie des Vertébrés (Masson et C^e, édit., Paris, pp. 296 et 288).
- 1928. BROILI (F.). — Ueber ein neues Exemplar von *Palaeopantopus* (*S. B. Bayer. Akad. Wiss. (Math.-Nat.)*, pp. 209-214).
- 1905. CARPENTIER (G. H.). — Notes on the segmentation and phylogeny of the Arthropoda (*Quarterly J. micr. Sc.*, **49**, pp. 469-491).
- 1948. CAZAL (P.). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (*Suppl. au Bul. Biol. de France et de Belgique*, **32**, pp. 1-227).

1956. CLARK (R. B.). — On the transformation of neuro-secretory cells into ordinary nerve cells. (*Kungl. Fysiog. Sallsk I Lund Fort*, Bd 26, pp. 1-8).
1891. CUÉNOT (L.). — Étude sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale ; 2^e partie : Invertébrés (*Arch. Zool. exp. gén.*, 9, pp. 406-407).
1913. DOGIEL (V.). — Embryologische Studien an Pantopoden (*Zt. f. wissen. Zool.*, 107, pp. 575-741).
1881. DOHRN (A.). — Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte (*Fauna Flora Golf Neapel*, 3).
1920. DUBOSCQ (O.). — Notes sur *Opisthopatus cinctipes* Purc. II. Les organes ventraux du cerveau (*Arch. Zool. exp. et gén.*, 59, N. R., n° 2, pp. 24-27).
1928. EWING (H. E.). — The legs and leg-bearing segment of some primitive Arthropod Groups with notes on legs segmentation in the Arachnida (*Smithson Misc. Coll.*, 80, II, pl. 41).
1932. FAGE (L.). — Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau ; II. (1) Pycnogonides (*Arch. Zool. exp. gén.*, 74, pp. 249-261).
1949. — Traité de Zoologie, Pierre P. GRASSÉ, les Pycnogonides (Masson, éd., Paris).
1950. FAURÉ-FRÉMIET (E.), COURTINE (H.), MUGARD. — Double origine des ribonucléoprotéines cytoplasmiques dans l'ovocyte de *Glomeris marginata* (*Exp. Cell. Res. U.S.A.*, 1, n° 2, pp. 253-263).
1954. GABE (M.). — Emplacement et connexions des cellules neuro-sécrétrices chez quelques Aranéides (*C. R. Ac. Sc.*, 238, n° 11, pp. 1265-1267).
1928. GOLDNER (J.). — De l'existence chez la Sépiole d'éléments à caractères R. E. et de l'identité de ce tissu avec le tissu connectif (*C. R. Soc. Biol.*, 99, pp. 1321-1924).
1932. GORDON (I.). — Pycnogonida (*Discovery Reports*, 6, pp. 1-138, Cambridge).
1932. GOSSELS (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und Hautdrüsen der Cheliceraten und der Augen der Exodiden (*Zeit f. Morphol. u. Ökologie der Tiere.*, 30, pp. 177-205).
1954. GRANDJEAN (F.). — Sur les nombres d'articles aux appendices des Acariens Actinochitineux (*Arch. Sc.*, 7, fasc. 5, pp. 335-362).
1930. HANSEN (H. J.). — Studies on Arthropoda (*III Kjobenhaven*, pp. 333-335).
1919. HANSTRÖM (B.). — Zur Kenntnis des Zentralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden nebst schlussfolgerungen betreffs der Phylogenie der genannten Gruppen (*Inaug. Diss. Lund.*, pp. 1-191).
1954. — On the transformation of ordinary nerve cells into neurosecretory cells (*Kungl. Fysiog. Sallsk. I Lund. Frohand*, n° 8, Bd 24, pp. 1-8).
1932. HEBECKER (G.). — Die spermatogenese der Copepoden. II — Das conjugations und Reduktionsproblem in der spermatogenese der calaloiden Copepoden mit einem Anhang über die spermatogenese von *Sapphirina ovatolas ceolata* (Dana) (*Z. wiss. Zool.*, Leipzig, 142, pp. 191-253).
1947. HEDGPETH (J. W.). — On the evolutionary significance of the Pycnogonida (*Smith. Misc. Coll.*, 106, n° 18, pp. 1-53).
1935. HELFER (H.) et SCHLOTTKE (E.). — Pantopoda in Bronn's Tierreich, 5, 4^e Partie, p. 314.
1953. HENRY (L. M.). — The nervous system of the Pycnogonides (*Microentomology*, U.S.A., 18, n° 1, pp. 16-36).

1881. HOEK (P. P. C.). — Nouvelles études sur les Pycnogonides (*Arch. Zool. exp. gén.*, **2**, pp. 445-542).
1892. JOURDAIN (S.). — Affinités zoologiques des Pantopodes (*C. R. Soc. Biol. Paris*, **4**, pp. 27-31).
1905. LANKESTER (E. R.). — The structure and classification of the Arachnids, sous-classe I, Pantopoda (*Quat. Jnal. Micros. Sc.*, **48**, pp. 223-225).
1810. LATREILLE (P. A.). — Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides, et des Insectes (Paris, pp. 107-115).
1953. LEGENDRE (R.). — Le système stomato-gastrique (« organe de Schneider ») des araignées du genre *Tegeneria* (*C. R. Ac. Sc.*, **237**, pp. 1283-1285).
- 1954 a. — Sur la présence de cellules neurosécrétrices dans le système central des Aranéides (*C. R. Ac. Sc.*, **238**, pp. 1267-1268).
- 1954 b. — Données anatomiques sur le complexe neuro-endo-rhino-rétrocérébral des Aranéides (*Ann. Sc. nat., Zool.*, 11^e série, **16**, pp. 419-426).
- 1956 a. — Les éléments neurosécréteurs de la masse nerveuse et leur cycle d'activité chez les Aranéides (*C. R. As. Sc.*, **242**, pp. 2255-2256).
- 1956 b. — Sur l'origine embryologique et la répartition métamérique des cellules neurosécrétrices chez les Araignées (*C. R. Ac. Sc.*, **242**, pp. 2405-2407).
1924. LOMAN (J. C. C.). — Les affinités des Pycnogonides (*Ann. Sc. nat., Zool.*, série 10, **7**, pp. 309-333).
1902. MEISENHEIMER (J.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden ; I. — Die Entwicklung von *Ammonothea echinata* Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform (*Zt. f. wiss. Zool.*, **72**, pp. 191-248).
1926. MILLOT (J.). — Contribution à l'histophysiologie des Arachnéides (*Suppl. Bull. Biol. France et Belgique*, **7**, pp. 1-238).
1891. MORGAN (Th. M.). — A contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonides (*Stud. Biol. Lab. John. Hopkins Univers. Baltimore*, **5**, pp. 1-72).
1938. SCHULZE (P.). — Ueber rein glabellaire Karapaxbildungen bei Milben und über die Ungestaltung des Vorderkörpers der Ixodidae als Folge der Gnathosoma Entstehung (*Zeits. f. Morph. u. Oekol der Tiere*, **34**).
1952. SNODGRASS (R. E.). — A textbook of Arthropod Anatomy (*Ithaca, Comstock Publ.*, pp. 1-363).
1945. VACHON (M.). — L'appendice arachnidien et son évolution (Note préliminaire, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **69**, pp. 172-177).
1918. WIREN (E.). — Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden (*Zool. Bidr. Uppsala*, **6**, pp. 41-181).
-

ABBEVILLE. — IMPRIMERIE F. PAILLART (D. 7147). — 1959.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

L'adaptation chromatique des Crustacés.

Vu et approuvé :

Paris, le 31 Mai 1957.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
J. PÉRÈS

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
JEAN SARRAILH

